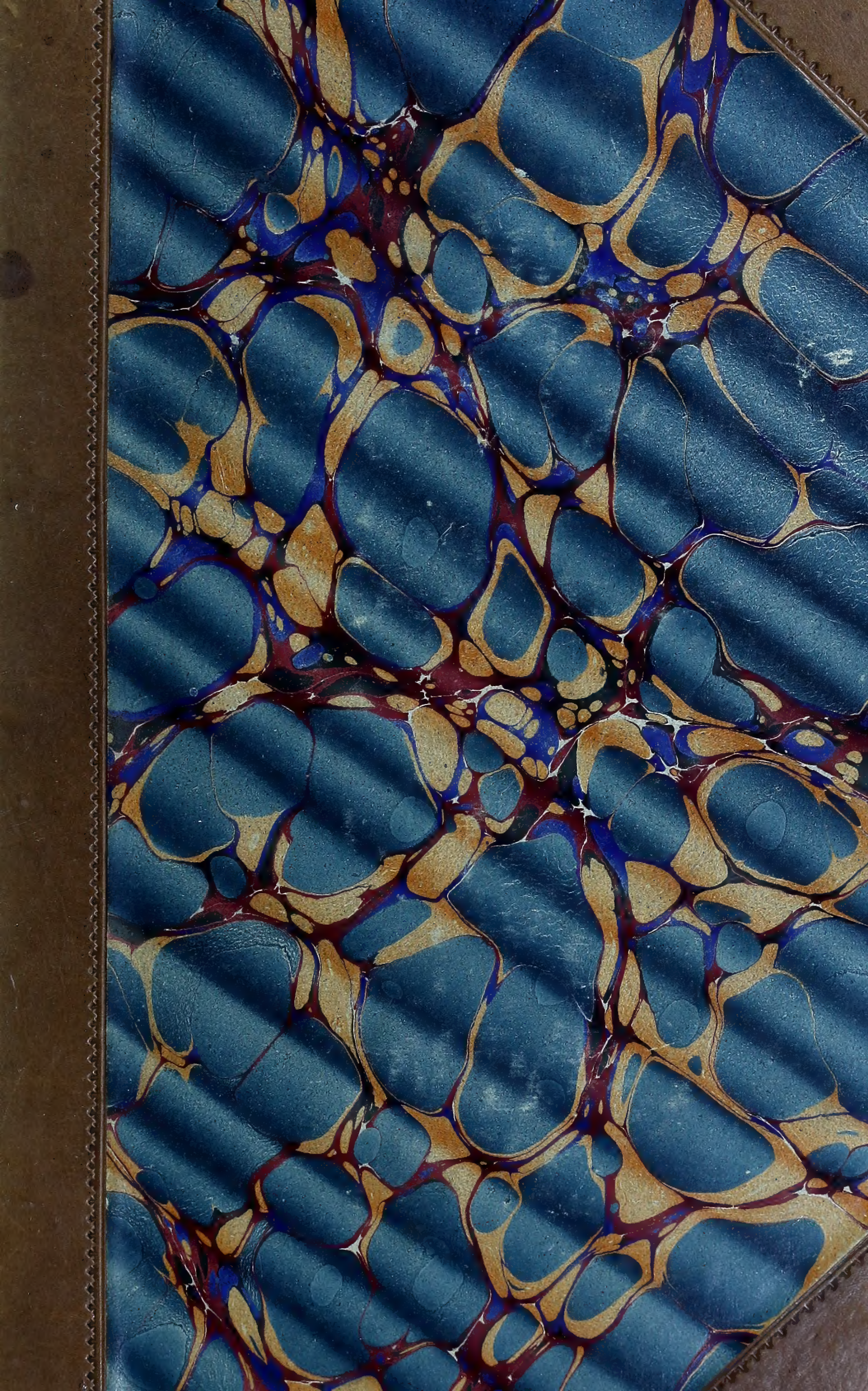


ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

BOURLOTON. — Imprimeries réunies, A, rue Mignon, 2, Paris

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME TROISIÈME



PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE DE PARIS

Boulevard Saint-Germain et rue de l'Éperon

EN FACE DE L'ÉCOLE DE MÉDECINE

1886

RECHERCHES

SUR

L'ACTION CHLOROPHYLLIENNE

SÉPARÉE DE LA RESPIRATION

Par MM. Gaston BONNIER et Louis MANGIN

I. — APERÇU HISTORIQUE.

Les nombreux travaux publiés sur l'action chlorophyllienne depuis les découvertes de Priestley, d'Ingen-Housz et de Sénebier jusqu'aux recherches les plus récentes, se rapportent tous à l'ensemble des échanges gazeux qui se produisent entre l'atmosphère et une plante verte, exposée à la lumière. Dans la plupart de ces recherches, que nous n'énumérerons pas ici, il n'est pas tenu compte de la respiration, ce phénomène inverse qui se superpose à l'échange chlorophyllien. Comme c'est la séparation de ces deux fonctions qui fait l'objet de ce mémoire, nous nous bornerons à signaler les tentatives qui ont été faites par divers physiologistes, pour isoler l'action chlorophyllienne de la respiration, ou, du moins, pour démontrer que ces deux fonctions se produisent simultanément.

De Saussure, en étudiant d'une manière générale les diverses circonstances qui influent sur les échanges gazeux entre l'air et la plante, avait établi des expériences comparatives dont le principe pourrait servir à séparer les deux phénomènes; en tout cas, de Saussure a montré par là que la respiration se produit même au soleil. Son mode d'expérimentation est assez semblable à celui qui devait être employé plus tard par M. Garreau. Voici comment opérait de Saussure (1).

(1) *Recherches chimiques sur la végétation*, p. 34, 35, 36. Paris, 1804.

Des plants de Pois comparables étaient placés, les uns dans un récipient contenant de l'air ordinaire, les autres dans un récipient analogue mais, où l'on plaçait de la chaux éteinte à la partie supérieure, dont l'ouverture reposait sur de l'eau de chaux. Les deux récipients étant exposés *au soleil*, de Saussure a constaté l'absorption d'acide carbonique par la chaux du second récipient, ce qui montrait que les plantes avaient dégagé de l'acide carbonique ; et comme l'air de cet appareil ne contenait plus que 16 pour 100 d'oxygène à la fin, c'est qu'il y avait eu absorption d'oxygène. Dans le premier récipient, au contraire, où l'acide carbonique n'était pas absorbé au fur et à mesure de la production, l'air n'était pas sensiblement vicié.

De Saussure avait ainsi démontré non seulement que la respiration (dite nocturne) se produit encore au soleil, mais il indiquait en outre un procédé pour séparer les deux phénomènes.

Ce n'est qu'à une date postérieure à ces expériences, qui semblent avoir passé inaperçues, que Dutrochet (1) et, plus tard, Mohl (2) ont indiqué que le phénomène respiratoire avait lieu chez les végétaux, même à la lumière. Mais c'est M. Garreau (3), qui, reprenant les expériences de de Saussure, a su montrer l'importance des résultats obtenus par les physiologistes qui l'avaient précédé dans cette voie. En exposant des rameaux feuillés à la lumière et même au soleil, il a montré qu'on pouvait soustraire, par la baryte, une partie de l'acide carbonique produit dans la respiration, avant que tout le gaz soit décomposé par l'action chlorophyllienne. Seulement, le dispositif adopté par cet expérimentateur ne lui permettait pas d'analyser les gaz à la fin d'une expérience et l'absorption d'oxygène n'était pas mise en évidence comme dans les expériences de de Saussure.

(1) *Mémoires*, p. 169 et 185. Bruxelles, 1837.

(2) *Grundzüge der Anatomie und Physiologie*, p. 84 ; 1851.

(3) *Ann. sc. nat., Bot.*, 3e série, t. XV, p. 5 ; 1850. — *Ibid.*, t. XVI, p. 271 ; 1851.

Bien que les recherches classiques de M. Boussingault ne soient pas relatives à la séparation de l'action chlorophyllienne et de la respiration, nous verrons que les résultats obtenus dans ce travail si important, se rattachent indirectement à la question qui nous occupe. M. Boussingault, en comparant le volume de l'oxygène émis par les feuilles vertes au volume de l'acide carbonique absorbé par ces mêmes feuilles, les feuilles étant au soleil, a trouvé que les deux volumes étaient à peu près égaux (1). D'ailleurs, dans un autre mémoire, M. Boussingault a fait voir la simultanéité des deux phénomènes, même lorsqu'on place les plantes dans une ombre très intense (2).

Claude Bernard a réalisé une expérience relative à cette question, qui est fondée sur un principe tout différent de celui sur lequel sont établies les expériences de de Saussure : c'est en utilisant l'action des anesthésiques sur la respiration et sur l'action chlorophyllienne. Voici quelle est l'expérience faite à ce sujet par Claude Bernard :

« Sous une cloche tubulée à sa partie supérieure et remplie d'eau, contenant de l'acide carbonique, je place des plantes aquatiques du genre de celles qui sont indiquées (3); puis, toute la cloche étant immergée dans un grand bocal, je coiffe la tubulure de la cloche avec une éprouvette également remplie d'eau et destinée à recevoir les gaz qui seront dégagés par les plantes. Je place au soleil deux cloches ainsi disposées; seulement dans l'une d'elles, j'ai placé, avec les plantes, une éponge humide imbibée d'un peu de chloroforme. Dans la première cloche, sans chloroforme, il se dégage de l'oxygène presque pur et en assez grande quantité; dans la seconde cloche, avec chloroforme, il ne se dégage que très peu de gaz qui est de l'acide carbonique. Si, après une durée de l'épreuve suffisante pour démontrer que la chlorophylle de la plante est devenue inapte à dégager de l'oxygène, je viens à reprendre

(1) Boussingault, *Agronomie*, t. III, p. 266.
(2) Boussingault, *loc. cit.*, t. V, p. 1.
(3) *Potamogeton* et *Spirogyra*.

la même plante, à la bien laver à grande eau et à la replacer au soleil sous une cloche sans chloroforme, je vois reparaître sa faculté d'exhaler de l'oxygène au soleil, qui avait été momentanément suspendue (1). »

Telle est l'expérience fondamentale qui peut faire supposer que, pour une certaine dose, les anesthésiques suppriment l'action chlorophyllienne sans abolir la respiration; resterait à démontrer, ce que Claude Bernard n'a pas fait, que cette dernière fonction n'est ni altérée ni atténuée par le chloroforme ou l'éther.

On voit ainsi qu'aucune expérience de mesure n'a été faite pour séparer effectivement les deux fonctions qui se produisent à la fois, et, quoique l'on sache depuis Ingen-Housz que la respiration seule se produit à l'obscurité, aucun expérimentateur n'a tenté de soustraire l'échange respiratoire du double échange de gaz qui se produit à la lumière, chez les plantes vertes. C'est à peine si la question de la séparation a été nettement posée.

Du reste, ce que l'on savait sur la respiration des tissus sans chlorophylle et sur la respiration des tissus verts à l'obscurité était par trop incomplet pour que la soustraction pût être faite. Nous avons exposé, dans nos mémoires antérieurs, les recherches que nous avons entreprises sur la fonction respiratoire, et nous avons fait voir combien les résultats obtenus devaient être utiles à l'étude de l'action chlorophyllienne (2). Il n'est pas nécessaire de revenir sur ces résultats, qui permettent de comprendre pourquoi le problème de la séparation des deux fonctions n'avait pu être abordé. Remarquons, toutefois, qu'en se fondant sur l'expérience de de Saussure, il était déjà possible d'isoler l'action chlorophyllienne en comparant l'acide carbonique fixé par la chaux à l'oxygène trouvé en moins dans le récipient contenant cette chaux.

(1) *Leçons sur les phénomènes de la vie*, I, 278. Paris, 1878.

(2) G. Bonnier et L. Mangin, *La fonction respiratoire chez les végétaux* (*Ann. Sc. nat.*, 7e série, t. II, p. 365).

Voyons maintenant, dans l'état actuel de nos connaissances physiologiques, comment peut être posé le problème de la séparation de l'action chlorophyllienne et de la respiration.

En premier lieu, il n'est peut-être pas inutile de faire remarquer que les deux fonctions sont réellement superposées, bien qu'en fait on ne constate qu'un échange de gaz qui a lieu dans un sens ou dans le sens opposé, suivant les circonstances. Non seulement cette simultanéité des deux fonctions est démontrée, comme on l'a vu, par les expériences de de Saussure, de Garreau et de Boussingault, mais encore il est facile de comprendre que le protoplasma d'une grande partie de la plante verte n'est pas sous l'influence de la chlorophylle, et respire par conséquent comme le protoplasma des plantes sans chlorophylle, et cela quelles que soient les hypothèses que l'on peut faire sur la fonction chlorophyllienne du protoplasma même des grains de chlorophylle.

Ainsi donc, sous l'influence des radiations lumineuses, il est certain que deux fonctions distinctes ont lieu simultanément dans les organes verts : la respiration du protoplasma par laquelle la plante absorbe de l'oxygène et dégage de l'acide carbonique, la fonction chlorophyllienne par laquelle la plante absorbe de l'acide carbonique et dégage de l'oxygène.

Reste à savoir, pour chacun des deux échanges gazeux, quel est le rapport du volume des gaz échangés; c'est qu'en effet, suivant la valeur du rapport des volumes pour chacune des fonctions et suivant l'intensité relative d'une des fonctions par rapport à l'autre, la nature des gaz de l'échange total résultant et leur proportion pourront varier beaucoup avec les conditions extérieures. C'est ainsi que, pour divers éclairements déterminés, la même plante donnera comme résultat de ses échanges avec l'extérieur : 1° une absorption d'oxygène et un dégagement d'acide carbonique; 2° une absorption d'oxygène et d'acide carbonique; 3° un dégagement d'oxygène et d'acide carbonique; 4° un dégagement d'oxygène et une absorption d'acide carbonique.

Les choses seraient plus simples que cela si, comme on l'a

longtemps enseigné, le rapport des volumes des gaz échangés, dans la respiration d'une part, dans l'action chlorophyllienne de l'autre, étaient tous deux égaux à l'unité. Nous avons montré pour celle des deux fonctions qui a été isolée, c'est-à-dire pour la respiration, que le rapport des volumes des gaz échangés n'est pas toujours égal à l'unité aux diverses périodes du développement, et même n'est jamais égal à l'unité pour certaines plantes. D'autre part, comme on l'a dit plus haut, M. Boussingault a fait voir que lorsque les plantes vertes sont exposées au soleil, en plein été, le rapport du volume de l'oxygène exhalé dans la résultante des deux fonctions, au volume de l'acide carbonique absorbé pendant le même temps dans cette même résultante, est voisin de l'unité. Il est donc évident que pour celles de ces plantes étudiées par M. Boussingault, qui ont pour la respiration un rapport $\frac{CO^2}{O}$ différant beaucoup de 1 pendant l'été, le rapport des gaz échangés en sens inverse par l'action chlorophyllienne seule ne peut pas être égal à l'unité.

D'ailleurs ce rapport des gaz échangés par l'action chlorophyllienne, déduction faite de la respiration, n'a jamais été déterminé pour aucune plante, et l'on ignore complètement quelles variations il peut présenter.

On voit déjà, par les quelques considérations qui précèdent, combien est complexe cette étude de l'action chlorophyllienne dans des circonstances extérieures déterminées, et l'on sait combien est difficile, d'autre part, l'examen expérimental de l'influence qu'exerce le milieu extérieur sur cette même fonction.

Aussi n'aborderons-nous dans les expériences qui vont suivre, qu'un seul côté du problème, nous bornant à chercher les diverses méthodes qui permettent de séparer l'action chlorophyllienne de la respiration.

II. — MÉTHODES EMPLOYÉES.

1° Méthode de l'exposition successive à l'obscurité et à la lumière.

En étudiant les plantes sans chlorophylle, nous avons montré que la nature du phénomène respiratoire n'est pas influencée par l'éclairement, puisque le rapport des gaz échangés reste le même, mais l'intensité de ce phénomène, toutes choses égales d'ailleurs, est plus ou moins affaiblie quand on fait passer les plantes d'un milieu obscur dans un milieu éclairé. Nous n'avons pas pu établir l'influence de l'éclairement sur la respiration des plantes à chlorophylle, mais la concordance des résultats que nous avons obtenus en comparant à l'obscurité le phénomène respiratoire chez les plantes pourvues ou dépourvues de chlorophylle, nous autorise à supposer que l'influence de l'éclairement est la même, que la chlorophylle soit ou non présente dans les tissus examinés.

En nous appuyant sur cette hypothèse, nous avons suivi une première méthode pour isoler l'action chlorophyllienne. Elle consiste à laisser séjourner des organes verts dans une atmosphère confinée, d'abord à l'obscurité, puis à la lumière diffuse ou au soleil. Une prise de gaz faite à la fin du séjour dans l'obscurité donne la mesure du phénomène respiratoire des organes en expérience; une deuxième prise de gaz faite à la fin de l'exposition à la lumière donne la résultante du phénomène respiratoire et de l'action chlorophyllienne.

Soient c', le volume de l'acide carbonique dégagé et o', la quantité d'oxygène absorbé pendant le séjour à l'obscurité; on sait que $\frac{c'}{o'} = \frac{CO^2}{O} =$ constante $= r$. Après l'exposition à la lumière, l'analyse de la seconde prise donne un volume d'acide carbonique disparu représenté par c, et un volume o d'oxygène dégagé; c et o sont les volumes échangés pendant

que s'accomplissent simultanément l'action chlorophyllienne et la respiration. Pour établir les échanges dus à l'action chlorophyllienne seule, remarquons que les feuilles, dans la seconde partie de l'expérience, ont décomposé la quantité c d'acide carbonique disparu dans l'atmosphère entourant les feuilles, plus une quantité x d'acide carbonique dégagé par la respiration; d'autre part, elles ont dégagé la quantité y d'oxygène qui a été immédiatement utilisée par la respiration, plus la quantité o d'oxygène retrouvé en excès à la fin de l'expérience. Par suite, le rapport réel des volumes de gaz émis et absorbé par l'action chlorophyllienne seule, que nous désignerons dorénavant par a, est

$$\frac{y+o}{x+c} = \frac{\text{volume de l'oxygène dégagé}}{\text{volume de l'acide disparu}} = \frac{\mathrm{O}}{\mathrm{C}} = a.$$

Les quantités x et y des gaz acide carbonique et oxygène échangées par la respiration seule pendant l'exposition à la lumière, sont inconnues; mais, si nous supposons que l'intensité du phénomène respiratoire est, dans les tissus verts, affaiblie entre les limites maxima et minima trouvées pour les tissus sans chlorophylle, nous pourrons obtenir pour x et pour y des nombres très approchés.

Supposons, comme cela arrive dans plusieurs de nos expériences, que la durée du séjour à la lumière soit la même que celle du séjour à l'obscurité et que la température soit restée constante.

Dans la première partie de l'expérience, pendant le séjour à l'obscurité, les feuilles ont absorbé o' d'oxygène et dégagé c' d'acide carbonique. Dans la deuxième partie de l'expérience, supposons que l'influence retardatrice de la lumière soit comprise entre le maximum $\frac{1}{3}$ et le minimum $\frac{1}{20}$ que nous avons fait connaître pour les tissus sans chlorophylle. La température et la durée étant les mêmes, les feuilles ont absorbé des volumes d'oxygène compris entre $\frac{19}{20}\,o'$ et $\frac{2}{3}\,o'$, elles ont dégagé des proportions d'acide carbonique comprises entre $\frac{19}{20}\,c'$ et $\frac{2}{3}\,c'$.

Par suite, dans le cas où l'influence de la lumière serait la plus faible, le rapport des gaz échangés par l'action chlorophyllienne seule serait :

$$\frac{\frac{19}{20}o' + o}{\frac{19}{20}c' + c} = a_1.$$

Dans le cas où l'influence de la lumière serait maximum, le même rapport serait exprimé par :

$$\frac{\frac{2}{3}o' + o}{\frac{2}{3}c' + c} = a_2.$$

Calculant ainsi, nous obtiendrons pour le rapport des gaz échangés par le phénomène chlorophyllien seul des valeurs voisines du rapport réel a.

En opérant par cette première méthode, nous avons obtenu pour différentes espèces les résultats suivants :

Pour le Genêt (*Sarothamnus scoparius*), le rapport a du volume de l'oxygène dégagé par l'action chlorophyllienne seule à celui de l'acide carbonique absorbé par cette même action isolée, oscille entre 1,12 et 1,26. Le Pin silvestre (*Pinus silvestris*) a donné comme limites, dans les mêmes conditions, les valeurs 1,10 et 1,30. Le Fusain du Japon (*Evonymus japonicus*) fournit des valeurs comprises entre 1,10 et 1,25.

Lorsqu'on calcule les expériences réalisées à l'aide de cette méthode, on obtient des résultats qui parfois diffèrent très peu les uns des autres. Les écarts trouvés entre les nombres qui expriment le rapport des gaz échangés par l'action chlorophyllienne seule peuvent être presque aussi faibles que l'erreur maxima due aux expériences ; cela montre que les nombres obtenus nous donnent la valeur approchée du rapport, dans les limites des conditions expérimentales de nos mesures.

D'ailleurs, la concordance entre les divers résultats dépend des conditions d'expérience. Lorsque les plantes sont exposées à la lumière diffuse, il est facile de maintenir la température constante, et, par suite, la comparaison des gaz échangés pendant le séjour à l'obscurité et à la lumière se fait aisément, et les résultats sont assez concordants ; mais, lorsque les plantes sont soumises à l'insolation directe, la température change beaucoup dans les tissus examinés et sa détermination précise est difficile ; il est donc impossible de comparer exactement la respiration des plantes pendant le séjour à l'obscurité et le séjour au soleil ; aussi, dans ce cas, les résultats obtenus sont-ils parfois très différents de ceux qu'on obtient avec la lumière diffuse.

Quoi qu'il en soit, comme le principe de cette première méthode repose sur l'hypothèse que nous avons admise, à savoir que l'influence retardatrice de la lumière s'exerce de la même manière sur les tissus verts que sur les tissus sans chlorophylle, les nombres que nous avons obtenus ne seront vérifiés que si cette supposition est fondée. Nous verrons plus loin que l'hypothèse dont nous parlons est justifiée par la concordance des résultats obtenus au moyen de cette méthode avec ceux que nous ont fournis des procédés de recherche fondés sur des principes tout différents.

2° Méthode des anesthésiques.

On sait que certaines vapeurs, comme l'éther, le chloroforme, ont la propriété, lorsqu'elles sont répandues dans l'atmosphère qui entoure les plantes, de suspendre certains phénomènes, tels, par exemple, que les mouvements du protoplasma. On ne connaît pas l'influence exercée par les anesthésiques sur la nature des échanges gazeux des plantes. Claude Bernard, cependant, comme on l'a dit plus haut, a montré que des fragments de tissus verts placés dans l'eau avec du chloroforme et exposés au soleil cessent de dégager

de l'oxygène et d'absorber de l'acide carbonique, et qu'ils continuent à respirer, car la proportion d'acide carbonique augmente.

Cette expérience semble prouver que la fonction chlorophyllienne est suspendue momentanément par les vapeurs de chloroforme, tandis que la respiration continue à se manifester; elle indique donc un moyen possible de séparer les deux fonctions qu'on a si longtemps confondues. Mais, si le fait découvert par Claude Bernard établit que l'action chlorophyllienne est arrêtée sous l'influence des anesthésiques, il n'indique pas comment ces mêmes agents affectent le phénomène respiratoire. Y a-t-il atténuation des échanges gazeux ou bien la nature du phénomène est-elle profondément modifiée? C'est ce qu'il fallait déterminer d'abord avant de songer à utiliser l'expérience de Claude Bernard pour isoler l'action chlorophyllienne; car il se pourrait que le chloroforme ait simplement pour effet de changer le sens de la résultante, lorsque les deux phénomènes sont superposés; l'anesthésique affecterait plus l'action chlorophyllienne que la respiration.

Pour chercher à résoudre cette question, nous avons placé dans deux vases de même capacité des fragments égaux et de même poids de plantes en apparence semblables. Dans l'un des récipients, nous avons introduit quelques gouttes d'éther; l'autre renfermait de l'air ordinaire. Au bout d'un certain temps, nous avons extrait une petite fraction de l'atmosphère dans chaque récipient et l'analyse des deux prises de gaz nous a fait connaître la proportion des gaz échangés dans l'air pur ou dans l'air éthérisé (1).

Nous avons constaté que dans ces conditions l'intensité des échanges gazeux est lamême, et que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ conserve la même valeur dans l'atmosphère éthérisée et non éthérisée comme le montre l'exemple suivant, pris entre autres parmi les expériences relatives au Genêt (*Sarothamnus scoparius*).

(1) Dans les analyses faites après le séjour dans l'éther, on enlevait les vapeurs d'éther par l'acide sulfurique.

Série d'expériences n° 5 (11 mars). — 1gr,7 de tiges de Genêt, dans 10 centimètres cubes d'air, séjournant à l'obscurité de 8 h. 30 m., à 10 h. 30 m., à la température de 17 degrés, a donné :

Sans éther.	Avec éther.
CO^2 dégagé $= 5,71$	CO^2 dégagé $= 5,58$
O absorbé $= 6,42$	O absorbé $= 6,39$
$\frac{CO^2}{O} = 0,88$	$\frac{CO^2}{O} = 0,87$

On le voit, non seulement l'intensité reste la même, mais la nature du phénomène respiratoire n'est pas influencée par les vapeurs d'éther, puisque le rapport des gaz échangés est constant. Nous pouvons donc admettre que les anesthésiques, en suspendant l'action chlorophyllienne, ne modifient ni n'atténuent la respiration, pourvu toutefois que leur proportion ne soit pas assez grande pour altérer les plantes en expérience.

1° *Principe de la séparation par la méthode des anesthésiques.* — Pour réaliser cette séparation en s'appuyant sur les résultats qui précèdent, on peut placer, dans deux récipients de même capacité, des poids égaux de plantes aussi identiques que possible. Dans l'un des récipients l'on introduit une dose d'éther déterminée préalablement par l'expérience, dose suffisante pour neutraliser l'action chlorophyllienne, mais trop faible pour modifier la respiration dans sa nature et son intensité.

On laisse d'abord séjourner les plantes à l'obscurité pendant le même temps, puis, après avoir fait, dans chaque récipient, une prise de gaz, on expose à la fois les deux vases à la lumière diffuse ou solaire. Après l'exposition à la lumière, on fait une nouvelle prise de gaz dans chacun.

La comparaison des analyses faites dans l'atmosphère après le séjour à l'obscurité permet d'abord de s'assurer si les plantes soumises à l'expérimentation sont comparables physiologi-

quement et de voir si la dose d'anesthésique n'a pas été trop forte.

Lorsqu'on s'est assuré de la comparabilité des sujets expérimentés, on examine la composition de l'atmosphère à la fin de l'exposition à la lumière. Dans le vase sans éther, l'action chlorophyllienne s'est librement manifestée ; on trouve donc, si les radiations sont assez intenses, une diminution notable d'acide carbonique et une augmentation d'oxygène. Dans le vase éthérisé, au contraire, l'action chlorophyllienne ayant été suspendue, les plantes ont continué à exhaler de l'acide carbonique et à absorber de l'oxygène ; par suite, l'analyse de l'atmosphère montre un gain d'acide carbonique et une perte d'oxygène. Le phénomène respiratoire restant le même pour les deux plantes, on voit qu'en comparant l'atmosphère après l'exposition à la lumière de chacun des récipients, la différence C entre les quantités d'acide carbonique des deux appareils, représente l'acide absorbé et la différence O entre les quantités d'oxygène, représente l'oxygène dégagé ; par suite le rapport des gaz échangés par l'action chlorophyllienne seule est $\frac{O}{C} = a$.

Signalons, à titre d'exemple, l'expérience suivante faite avec le Houx (*Ilex aquifolium*) (série d'expériences n° 9). Deux groupes de deux feuilles de Houx de même poids (1 gramme), placées dos à dos, à face supérieure tournée en dehors, sont introduits chacun dans une éprouvette renfermant 19 centimètres cubes d'air ; l'une des éprouvettes contient avec l'air un peu d'éther, l'autre renferme de l'air ordinaire. On laisse d'abord séjourner ces éprouvettes dans un milieu obscur à 20 degrés de 9 h. 45 m. à 1 h. 45 m. du soir, puis après avoir fait une prise d'air dans chacune, on les expose côte à côte à la lumière, de 1 h. 45 m. à 5 h. 45 m. ; elles ont reçu dans cet intervalle la lumière solaire diffusée et par instants, la lumière solaire directe ; la température, qui était égale à 20 degrés au début, est descendue à la fin à 10 degrés.

L'analyse de l'atmosphère à la fin de l'expérience a donné les résultats suivants :

Éprouvette sans éther...	$CO^2 = 0,00$	$O = 20,03$	$Az = 79,97$
Éprouvette avec éther...	$CO^2 = 3,54$	$O = 15,63$	$Az = 80,83$

Ou, en ramenant les volumes au même taux d'azote :

Éprouvette sans éther...	$CO^2 = 0,00$	$O = 20,03$	$Az = 79,97$
Éprouvette avec éther...	$CO^2 = 3,50$	$O = 19,81$	$Az = 79,97$

En supposant les feuilles exactement comparables, la quantité d'acide carbonique absorbée sous l'influence de l'action chlorophyllienne seule égale 3,50 ; la qualité d'oxygène exhalée au même moment, égale 4,18 ; par suite, le rapport des gaz échangés par cette action seule est

$$\frac{4,18}{3,50} = \frac{O}{C} = a = 1,16.$$

En opérant de la même manière pour le Genêt (*Sarothamnus scoparius*), on trouve à l'aide de cette méthode, pour le rapport a du volume d'oxygène dégagé au volume de l'acide carbonique absorbé, la valeur 1,14; et pour le Fusain du Japon (*Evonymus japonicus*), la valeur 1,10.

Ces nombres, pour le Fusain et le Genêt, sont compris entre les valeurs limites obtenues, pour les mêmes espèces, par l'emploi de la première méthode, fondée sur des principes tout à fait différents ; cela vérifie déjà l'hypothèse que nous avons faite pour établir le premier procédé de séparation.

2° *Critique de la méthode des anesthésiques; choix de l'anesthésique.* — Les résultats fournis par la méthode des anesthésiques peuvent être faussés par un certain nombre de causes d'erreurs que nous allons indiquer brièvement en montrant le moyen de les éviter.

Il n'est pas indifférent de prendre tel ou tel agent anesthésique dans les expériences de séparation, car les résultats des échanges gazeux sont fournis par les analyses volumétriques de l'atmosphère entourant les plantes au début et à la

fin de chaque expérience, et il est indispensable de s'assurer que la substance employée (chloroforme, éther, etc.) ne trouble pas, par sa présence, les analyses qu'on est obligé d'effectuer. Or la tension de vapeur du chloroforme ou de l'éther est considérable, et cette tension peut varier, dans le cours de chaque analyse, par suite d'une absorption inégale des anesthésiques par les réactifs employés. Les variations de volume de la masse d'air analysée peuvent donc être altérées par la tension de vapeur de l'éther ou du chloroforme.

Pour écarter ces erreurs, il faut, avant toute analyse, enlever les vapeurs d'éther ou de chloroforme. On ne connaît pas de substance qui absorbe d'une manière complète, à la température ordinaire, les vapeurs de chloroforme introduites dans l'air; aussi avons-nous dû bientôt renoncer à l'emploi de cet agent anesthésique qui nous avait d'abord servi dans nos premiers essais.

Nous nous servons maintenant de préférence de l'éther, dont l'action est parfois moins efficace, mais qui a l'avantage de pouvoir être absorbé, comme on le sait, par l'acide sulfurique. Voici d'ailleurs une expérience de contrôle montrant que le résultat des analyses reste le même quand on absorbe les vapeurs d'éther en introduisant une couche mince d'acide sulfurique dans les éprouvettes qui renferment les gaz à analyser.

Analyse de l'air renfermé dans une éprouvette.

	Volume initial.	Après potasse.	Après ac. pyr.	CO^2 °/₀	O °/₀	Az °/₀
Avant l'introduction de l'éther............	$751^d,0$	$716^d,5$	$603^d,0$	4,59	15,11	80,30
Après introduction d'éther et d'acide sulfurique..............	$740^d,0$	$706^d,0$	$574^d,5$	4,59	15,06	80,36

3° *Dosage des anesthésiques.* — Lorsqu'on introduit des doses croissantes de vapeur d'éther dans l'atmosphère confinée où séjourne une plante, et lorsqu'on mesure la propor-

tion des gaz échangés à l'obscurité et à la lumière, on constate que, pour une certaine dose minimum, l'intensité du phénomène chlorophyllien commence à diminuer; cette diminution devient plus intense à mesure que l'on augmente la dose d'anesthésique et bientôt, pour une proportion déterminée, l'action chlorophyllienne cesse de se manifester. Toutes ces doses d'éther qui atténuent ou qui suppriment l'action chlorophyllienne ne modifient le phénomène respiratoire ni dans son essence ni dans son intensité. Mais, si l'on augmente encore la proportion de vapeur d'éther, on obtient une dose maximum au delà de laquelle le phénomène respiratoire est modifié à son tour, il s'affaiblit peu à peu et la plante meurt empoisonnée par les vapeurs d'éther; on reconnaît que la plante est altérée lorqu'on constate une diminution des échanges gazeux respiratoires, en replaçant la plante dans les conditions initiales. Souvent, avant même d'analyser l'atmosphère confinée, l'altération des tissus est visible soit par les taches claires qui se produisent dans les feuilles vertes, soit par le flétrissement des organes ou enfin par la teinte noire qui envahit les feuilles et les rameaux étudiés.

D'après cela, dans toutes les expériences destinées à séparer le phénomène chlorophyllien de la respiration, on devra introduire dans l'atmosphère confinée des doses d'éther comprises entre la quantité maxima, à partir de laquelle l'altération des tissus commence à se manifester, et la quantité minima, à partir de laquelle le phénomène chlorophyllien est suspendu, sans que la respiration soit modifiée.

On conçoit que ces deux limites varient avec les diverses plantes et peuvent même se trouver très rapprochées l'une de l'autre. Il est donc indispensable de doser la proportion de vapeur d'éther introduite dans les appareils. A cet effet, l'on mesure approximativement la capacité du récipient et l'on place dans celui-ci un petit tube contenant un volume déterminé d'éther, 1, 2 ou 3 centimètres cubes; le liquide s'évapore peu à peu et l'atmosphère de la plante se trouve chargée d'une dose connue d'éther.

Dans nos expériences nous n'avons pas toujours réussi à suspendre d'une manière complète le phénomène chlorophyllien, parce que la dose d'anesthésique qui provoque cette suspension est peu différente pour certaines espèces de celle qui détermine une altération sensible des tissus. Ainsi, le Genêt est une des espèces les plus délicates à cet égard, car, pour peu qu'on augmente la proportion d'éther, les rameaux noircissent.

Néanmoins, les expériences dans lesquelles l'action chlorophyllienne est simplement ralentie, mais non supprimée, peuvent être utilisées pour la détermination du rapport des gaz échangés. Citons l'expérience suivante à titre d'exemple, pour montrer que même dans le cas d'une action insuffisante de l'éther, on peut déterminer le rapport $\frac{O}{C} = a$ de l'action chlorophyllienne seule.

Expérience de la série n° 5. — Des rameaux de Genêt pesant $1^{gr},7$ sont placés dans deux éprouvettes contenant chacune 10 centimètres cubes d'air. L'une des éprouvettes renferme de l'air et de l'éther, l'autre de l'air pur. On expose ces éprouvettes à la lumière diffuse pendant une heure, après les avoir laissés séjourner à l'obscurité pour s'assurer de la comparabilité des rameaux en expérience. Si l'on analyse l'atmosphère à la fin de l'expérience, on trouve les résultats suivants :

	Volume initial.	Après potasse.	Après ac. pyr.	CO^2 °/o	O °/o	Az °/o
Éprouvette avec éther..	$728^d,5$	$726^d,0$	$578^d,5$	0,34	20,31	79,35
Éprouvette sans éther..	$715^d,0$	$715^d,0$	$566^d,5$	0,00	20,70	79,30

En comparant ces analyses, on voit que, grâce aux vapeurs d'éther, un volume de 0,34 pour 100 d'acide carbonique a échappé à la décomposition, et cette quantité correspond à 0,39 d'oxygène non dégagé, par suite $a = \frac{O}{C} = \frac{0,39}{0,34} = 1,14$.

3° Méthode de la baryte.

La troisième méthode qui nous a également servi pour isoler

le phénomène chlorophyllien est fondée, en partie, sur les expériences de de Saussure.

L'expérience, telle que l'avait faite M. Garreau, consiste à introduire une dissolution de baryte dans un vase contenant un rameau couvert de feuilles, et à placer le vase au soleil; on ne tarde pas à voir la dissolution de baryte se couvrir d'une croûte de carbonate, ce qui montre que, même à la lumière, les parties vertes continuent à dégager de l'acide carbonique.

Dans cette expérience, l'acide carbonique qui a été absorbé par la baryte a échappé à l'action chlorophyllienne, car, si l'on recommence l'expérience sans introduire de baryte, l'atmosphère environnant les feuilles ne présente aucune trace de ce gaz.

M. Garreau, en réalisant ces expériences, s'est borné à mesurer les quantités d'acide carbonique fixées par la dissolution de baryte, et, comme il se préoccupait surtout de montrer la persistance du phénomène respiratoire pendant l'action chlorophyllienne, la disposition des appareils qu'il employait ne permettait pas de mesurer l'oxygène absorbé. De Saussure avait effectué cette mesure comme on l'a vu plus haut, et ses expériences ont servi de point de départ pour établir la troisième des méthodes que nous proposons pour séparer l'action chlorophyllienne de la respiration.

Voici comment on peut procéder :

Deux récipients identiques contiennent chacun des poids égaux de branches feuillées aussi semblables que possible et disposées de manière à recevoir les radiations de la même façon. L'un de ces vases I renferme une dissolution concentrée de baryte; l'autre II contient un égal volume d'eau pure. On expose ces deux vases à la lumière diffuse ou solaire, et, lorsqu'on juge que la durée de l'expérience a été suffisante, on introduit dans le vase I, au moyen d'une pipette à robinet, quelques gouttes d'acide chlorhydrique additionné de tournesol; le carbonate de baryte se décompose, et l'acide carbonique fixé par cette base est restitué à l'atmosphère ambiante. Le mélange gazeux est brassé au moyen de l'appa-

reil à prises et l'on extrait une certaine quantité de gaz de l'appareil I; on fait en même temps une prise dans l'appareil II, où l'on n'a pas introduit de baryte.

On voit ainsi que dans le récipient sans baryte, l'action chlorophyllienne s'exerçant librement, la quantité d'acide carbonique absorbée sera plus grande que dans le récipient où l'absorption de l'acide carbonique par les feuilles est contrebalancée par la dissolution de baryte. Par suite, qu'arrivera-t-il si l'on compare, après l'introduction de l'acide chlorhydrique qui a décomposé le carbonate de baryte formé, les analyses de l'atmosphère confinée renfermée dans les deux récipients? On trouvera dans le récipient sans baryte une proportion d'oxygène plus grande et une proportion d'acide carbonique plus faible que dans le récipient à baryte; en outre, la différence O de l'oxygène dans les deux vases, représente l'oxygène qui a été dégagé en plus dans le récipient sans baryte; la différence C d'acide carbonique représente la proportion de ce gaz qui, fixée par la baryte et restituée par l'acide chlorhydrique, a échappé à l'absorption. Si les deux lots de plantes sont comparables entre eux, la fraction $\frac{O}{C}$ donnera donc la valeur du rapport des gaz échangés par l'action chlorophyllienne seule.

Citons à titre d'exemple l'expérience suivante :

Expérience de la série n° 16 (9 décembre 1884). — Deux lots de branches de Fusain, pesant chacun 21 grammes, ont été introduits dans des récipients d'une capacité de 450 centimètres cubes environ. L'un d'eux contient une dissolution de baryte qu'on introduit, quand l'appareil est disposé, au moyen d'un tube à robinet; l'autre contient un égal volume d'eau pure.

Les récipients étaient constitués par des cuves en verre plat, analogues à celles dont on se sert pour la photographie, de manière qu'on puisse étaler les feuilles pour qu'elles soient exposées de la même façon à la lumière solaire.

Ces récipients ont été exposés à la lumière de 10 h. 40 m. du matin à 5 heures du soir, à la température de 18 à 19 degrés.

A 5 heures on introduit, au moyen du tube à robinet et par petites portions, de l'acide chlorhydrique additionné de tournesol, jusqu'au moment où la coloration rouge du liquide indique que la baryte est neutralisée. On fait alors une prise de gaz dans chaque récipient après avoir brassé à plusieurs reprises pour répartir également l'acide carbonique dans le récipient.

Les prises d'air analysées donnent les résultats suivants :

	Volume initial.	Après potasse.	Après ac. pyr.	CO^2 %	O %	Az %
Récipient sans baryte..	766^d,5	761^d,5	609^d,0	0,65	19,89	79,46
Récipient à baryte.....	737^d,0	728^d,0	586^d,0	1,22	19,26	79,52

Les différences entre la composition centésimale de l'oxygène nous donnent 0,63 en faveur du récipient sans baryte; les différences entre la composition centésimale de l'acide carbonique nous donnent 0,57 en faveur du récipient à baryte. Par suite le rapport $\frac{O}{C} = \frac{0,63}{0,57} = 1,10$.

En opérant de la même manière sur le Houx, le Genêt, le Pin, par exemple, nous avons trouvé pour le rapport $\frac{O}{C}$ de l'action chlorophyllienne seule, les valeurs suivantes :

Genêt...........................	1,13	
Pin silvestre......................	1,12 ;	1,10
Houx..........................	1,22	

Ces résultats concordent sensiblement avec ceux que les deux premières méthodes nous avaient permis d'obtenir.

4° Méthode de la comparaison de branches inégalement vertes.

Lorsque les feuilles s'épanouissent au printemps, la chlorophylle ne se développe pas dans les tissus avec une égale rapidité, de sorte que des bourgeons éclos en même temps présentent les uns des feuilles tout à fait vertes, les autres des

feuilles encore jaunes ou d'un jaune verdâtre par suite de l'inégal développement de la chlorophylle. Ce phénomène s'observe très nettement, par exemple, chez le Fusain du Japon.

On conçoit que si deux branches feuillées, inégalement vertes, ayant la même activité respiratoire, sont exposées en même temps à la lumière, l'action chlorophyllienne se manifestera d'une manière inégale, on trouvera en faveur de la branche la plus verte un excès d'acide carbonique absorbé et d'oxygène dégagé, qui est dû à l'intensité plus forte du phénomène chlorophyllien chez cette dernière. On pourra donc déduire de cette comparaison le rapport $\frac{O}{C} = a$, dû à l'action chlorophyllienne seule.

Voici comment nous avons opéré :

Des branches de Fusain à feuilles vertes étaient placées dans un récipient en verre; des branches de Fusain à feuilles jaunâtres étaient disposées de même que les premières dans un récipient semblable. Ces branches se trouvaient telles que l'intensité et la nature de leur respiration fût sensiblement la même. En effet, les échanges de gaz à l'obscurité à 21 degrés de 8 h. 50 m. du matin à 1 h. 40 m. du soir avaient été :

Pour les branches jaunes :	Pour les branches vertes :
$+ CO^2 = 7,87$	$+ CO^2 = 7,40$
$- O = 7,96$	$- O = 7,40$

On voit qu'au point de vue de la respiration, les deux lots de branches se trouvaient sensiblement comparables. L'intensité était à peu près la même, et le rapport se trouvait chez les unes comme chez les autres voisin de l'unité, à cette époque de l'année (17 avril).

Ces deux lots de branches exposés en même temps à la même lumière solaire dans deux atmosphères contenant la même proportion d'acide carbonique se sont comportés différemment, comme on pouvait le prévoir. La résultante de la respiration et de l'action chlorophyllienne a été en faveur de

la première de ces deux fonctions pour les branches d'un jaune verdâtre, et en faveur de la seconde pour les branches vertes. On a en effet constaté après 1 h. 20 m. d'exposition à la lumière :

Pour les branches jaunes :	Pour les branches vertes :
$+ CO^2 = 2,89$	$- CO^2 = 0,54$
$- O = 2,11$	$+ O = 2,27$

Dès lors, puisque la respiration est sensiblement identique chez ces deux lots de branches, en retranchant les résultats obtenus d'une part pour l'oxygène, d'autre part pour l'acide carbonique, et en prenant le rapport de ces deux quantités, on aura aussi la valeur de a, rapport des gaz échangés dans l'action chlorophyllienne seule. En effet, les échanges gazeux sont exprimés pour le premier lot de branches par la quantité

$$(A) = v - v' \quad \text{pour l'acide carbonique échangé;}$$
$$(B) = v \frac{1}{r} + av' \quad \text{pour l'oxygène échangé;}$$

v et v' étant les volumes d'acide carbonique échangés, r le rapport $\frac{CO^2}{O}$ de la respiration seule, a le rapport inverse $\frac{O}{C}$ de l'action chlorophyllienne seule. Pour le second lot de branches, où la respiration est sensiblement la même, mais où l'action chlorophyllienne est différente, on a

$$(C) = v - v'' \quad \text{pour l'acide carbonique échangé;}$$
$$(D) = v \frac{1}{r} + av'' \quad \text{pour l'oxygène échangé;}$$

v'' étant le volume d'acide carbonique décomposé par l'action chlorophyllienne seule, pour le second lot de branches; v restant le même comme on s'en est assuré par l'expérience citée plus haut. Or,

$$\frac{+(B) - (D)}{-(A) + (C)} = \frac{(v' - v'')\, a}{v' - v''} = a.$$

C'est ainsi que dans l'expérience citée plus haut, on trouve :

$$a = \frac{4,08}{3,10} = 1,25.$$

5° Comparaison des méthodes employées.

Les diverses méthodes qui viennent d'être exposées ne donnent pas toutes, comme on l'a vu, avec une précision égale, le rapport des gaz échangés par l'action chlorophyllienne seule.

Chacune de ces méthodes, d'ailleurs, a ses avantages et ses inconvénients. Cherchons, en premier lieu, quelles sont les objections qui pourraient leur être faites, puis nous comparerons les méthodes entre elles.

La première méthode employée ne donne que deux limites qui doivent comprendre le rapport $a = \frac{o}{c}$ des volumes des gaz échangés dans l'action chlorophyllienne seule ; mais encore pourrait-on remarquer que l'une des limites n'est déterminée qu'en s'appuyant sur une hypothèse. En effet, lorsqu'on emploie cette méthode, la plante est d'abord mise à l'obscurité, puis à la lumière ; dans la seconde expérience, pour soustraire de la résultante totale des échanges gazeux la respiration, on suppose que le protoplasma des grains de chlorophylle a une respiration modifiée comme le protoplasma sans chlorophylle ; si vraisemblable que soit cette supposition, sa justesse n'est pas démontrée directement par l'expérience. De telle sorte qu'il pourrait se faire que les limites comprenant a, trouvées par l'application de cette méthode, soient plus voisines l'une de l'autre qu'elles ne le sont en réalité. Notons cette objection, sur laquelle nous reviendrons plus loin.

La méthode des anesthésiques, qui donne un nombre déterminé pour le rapport a, est à l'abri de l'objection dont on vient de parler ; mais on pourrait dire que, lorsqu'on expose

l'une des plantes à l'action des anesthésiques, le végétal n'étant plus dans les conditions naturelles, sa respiration se trouve modifiée. Il suffit de répondre à cette remarque en citant les expériences faites à l'obscurité où, pour la dose d'anesthésique employée à la lumière, la respiration n'est changée ni dans sa nature ni dans son intensité; à moins que l'on n'aille jusqu'à supposer que l'anesthésique, qui n'altère pas la respiration à l'obscurité, la modifie à la lumière.

La troisième méthode, celle de la baryte, a l'avantage d'être absolument indépendante du phénomène respiratoire, puisque l'on compare directement l'excès d'acide carbonique décomposé dans l'un des appareils par rapport à l'autre, à l'excès d'oxygène dégagé dans ce même appareil. On a bien parlé d'un courant d'acide carbonique qui serait déterminé par la présence de la baryte, mais cette objection singulière tombe d'elle-même, comme on le verra, lorsque l'on considère les résultats des expériences faites par cette méthode.

Enfin, la dernière méthode employée contient, il faut le remarquer, une hypothèse : c'est que deux branches feuillées qui donnent par la respiration le même résultat à l'obscurité doivent nécessairement fournir, pour cette fonction seule, des résultats identiques entre eux à la lumière.

Si l'on vient maintenant à comparer les divers résultats fournis par les mêmes parties vertes d'une même espèce à un moment déterminé, en cherchant la valeur de a par des méthodes différentes, on trouve qu'en général les valeurs sont presque concordantes. Cela suffit pour répondre à toutes les objections que nous venons de faire, au moins pour les espèces qui ont été soumises à l'expérimentation, car le nombre d'espèces est trop peu grand et les expériences non encore assez souvent répétées pour qu'on puisse donner de ces faits une généralisation hâtive.

Remarquons toutefois, en terminant cet aperçu comparé des méthodes, que, si les divers procédés employés donnent des résultats qui concordent entre eux, cela entraîne une conséquence relative à la respiration des tissus verts à la

lumière, phénomène qui n'a jamais pu être étudié isolément. On peut en effet déduire de la concordance de la première méthode par exemple avec celle de la baryte (procédé indépendant de la respiration), que la seule hypothèse sur laquelle est fondée la première méthode est sensiblement justifiée. C'est donc, par là, démontrer indirectement que le rapport des gaz échangés par la respiration seule, chez les tissus verts, est indépendant de l'éclairement, comme pour les tissus sans chorophylle.

III. — RÉSULTATS.

Les espèces étudiées dans ces premières recherches sur l'action chlorophyllienne n'ont pas pu être toutes suivies, au même moment, par plusieurs méthodes de séparation différentes.

Celles qui ont été étudiées par diverses méthodes à la fois sont les suivantes : Genêt, Pin silvestre, Lilas, Fusain du Japon, Houx, Marronnier, Tilleul, Orme.

Celles qui n'ont été étudiées que par une seule méthode sont : Epicéa, Tabac, Chêne, Lierre, Petit-Houx, Ronce, Pélargonium.

Sans donner tous les détails de ces recherches, nous indiquerons seulement les conditions expérimentales, et les résultats qu'elles ont fournis. C'est dans une étude ultérieure sur l'action chlorophyllienne que nous pourrons revenir sur un certain nombre de ces résultats et les comparer à d'autres plus nombreux, obtenus depuis ces premières recherches.

1° *Genêt* (*Sarothamnus scoparius*). — Plusieurs séries d'expériences ont été faites avec cette espèce par les trois premières des méthodes précédemment exposées :

1. *Par la méthode de l'exposition successive à l'obscurité et à la lumière.* Quatre séries d'expériences ont été faites successivement par cette méthode.

La série d'expériences n° 1 a été faite le 15 mars à la lumière diffuse avec des rameaux de Genêt venant d'être cueillis, non encore feuillés. Les branches vertes pesaient 25 grammes et étaient placées dans 400 centimètres cubes d'air. La température s'est maintenue à 18 degrés. On a pour les échanges de gaz :

Obscurité (de 11 h. 15 m., matin, à 1 h. 30 m., soir)	$+ CO^2 = 2,18$ $- O = 2,79$
Lumière diffuse faible (de 1 h. 30 m., soir, à 5 h. 45 m., soir)	$+ CO^2 = 2,97$ $- O = 3,91$

D'où

$$\frac{CO^2}{O} = r = 0,78 \quad \text{et} \quad a = 1,12.$$

L'expérience n° 2, faite dans les mêmes conditions, donne :

$$r = 0,81 \quad \text{et} \quad a = 1,20.$$

La série d'expériences n° 3, faite à la même époque, avec 1gr,7 de branches vertes de Genêt placées dans 20 centimètres cubes d'air, a donné par la même méthode des résultats analogues, à la lumière diffuse et à la température constante de 17 degrés. On a :

Obscurité (de 8 h. 30 m., matin, à 10 h. 30 m., matin)	$+ CO^2 = 5,58$ $- O = 6,39$
Lumière diffuse intense (de 10 h. 30 m., matin, à 11 h. 30 m., matin)	$- CO^2 = 5,24$ $+ O = 5,86$

On voit que, dans ces conditions, la résultante est très différente de celles obtenues dans les séries nos 1 et 2; l'action chlorophyllienne l'emporte sur la respiration. Les rapports des gaz échangés sont pourtant sensiblement les mêmes, car on a :

$$r = 0,87 \qquad a = 1,16.$$

Une série d'expériences analogue (n° 4), faite avec 25 grammes de branches vertes sans feuilles, à la même saison, a donné au soleil :

$$r = 0,85 \qquad a = 1,16.$$

Ce sont encore les mêmes résultats.

2. *Par la méthode des anesthésiques.*—La série d'expériences n° 5, faite aussi avec ces mêmes branches de Genêt portant des bourgeons comme les précédentes, à la même saison, a été faite par la méthode des anesthésiques.

Deux lots de ces branches, aussi semblables que possible, portant le même nombre de bourgeons, ont été composés de manière à donner pour la respiration à l'obscurité les mêmes résultats comme intensité et comme rapport des gaz échangés.

L'un des deux lots de branches a été anesthésié avec une dose d'éther telle que la respiration n'était altérée ni dans sa nature, ni dans son intensité. On en jugera par les nombres suivants :

Obscurité.....	branches sans éther.....	$+CO^2 = 5,58$ $-O = 6,39$	$r = 0,87$
	branches avec éther.....	$+CO^2 = 5,71$ $-O = 6,42$	$r = 0,88$

Les deux lots semblables, ayant aussi une respiration d'intensité égale et de nature identique, ont été exposés à la même lumière.

Le rapport du volume de l'oxygène dégagé en moins dans l'appareil contenant des branches anesthésiées, au volume d'acide carbonique absorbé en moins, a donné 1,14.

On a donc, par cette méthode, pour des branches analogues à celles étudiées précédemment :

$$r = 0,87 \qquad a = 1,14.$$

Ce sont encore sensiblement les mêmes nombres que ceux qui viennent d'être obtenus.

3. *Par la méthode de la baryte.* — La série d'expériences n° 6 a été faite par la méthode de la baryte, avec les mêmes branches de Genêt que celles qui ont été étudiées par la première méthode.

Chaque appareil a reçu 25 grammes de branches vertes de Genêt, portant des bourgeons aussi semblables que possible, dans 400 centimètres cubes d'air ; chaque lot donnant pour la respiration à l'obscurité des résultats presque identiques. Dans un des appareils, les branches étaient placées au-dessus de la dissolution de baryte ; dans l'autre, les branches étaient placées au-dessus d'une quantité égale d'eau pure. Les deux appareils renfermant des mélanges gazeux contenant chacun la même proportion d'acide carbonique (2,6 pour 100), ont été exposés en même temps à la lumière diffuse à 18 degrés, les branches étant, dans l'un et dans l'autre, disposées exactement de la même manière pour recevoir les radiations.

En comparant les analyses finales, on a trouvé que le rapport du volume de l'oxygène en plus dans l'appareil sans baryte au volume de l'acide carbonique en plus dans l'appareil à baryte, était égal à 1,13.

On avait ainsi, pour ces branches :

$$r = 0,80 \qquad a = 1,13.$$

Ce sont encore des nombres presque identiques à ceux qu'ont fournis les autres méthodes.

2° *Houx* (*Ilex aquifolium*). — Le Houx a été étudié aussi par trois méthodes différentes. Les feuilles venant d'être cueillies étaient placées dos à dos, les faces supérieures se trouvant à l'extérieur. Comme la face de l'appareil qui est opposée à la lumière directe recevait cette même lumière réfléchie par un système de glaces, les feuilles de Houx se trouvaient éclairées comme dans les conditions naturelles.

1. *Par la méthode de l'exposition successive à l'obscurité et à la lumière.* — La série d'expériences n° 7 a été faite le 13 février avec seize feuilles de Houx, pesant ensemble

10 grammes, le tout placé dans 400 centimètres cubes d'air. La température a été d'environ 16 degrés à l'obscurité; elle a varié de 16 à 30 degrés à la lumière. On a :

Obscurité (de 6 h., soir, à 9 h. 45 m., matin).	$+CO^2 = 3,96$ $-O = 5,28$
Lumière diffuse et soleil (de 9 h. 45 m., matin, à 5 h., soir)	$-CO^2 = 3,90$ $+O = 4,54$

On en déduit que, le rapport r de la respiration étant égal à 0,75, le rapport a des gaz échangés par l'action chlorophyllienne seule, est compris entre 1,22 et 1,25; on a donc pour le Houx, à cette époque de l'année :

$$r = 0,75 \qquad a = 1,24.$$

Une autre série d'expériences (n° 8), faite en même temps, dans des conditions presque identiques, donne :

Obscurité (de 6 h., soir, à 9 h. 45 m., matin).	$+CO^2 = 4,59$ $-O = 5,98$
Lumière diffuse et soleil (de 9 h. 45 m., matin, à 5 h., soir)	$-CO^2 = 2,81$ $+O = 3,45$

On en déduit les valeurs suivantes pour les deux rapports :

$$r = 0,76 \qquad a = 1,28.$$

nombres presque identiques aux précédents.

2. *Par la méthode des anesthésiques.*—La série d'expériences n° 9 a été faite par la méthode de l'éther. Deux feuilles de Houx étaient choisies de manière à être aussi semblables que possible à deux autres feuilles, pesant le même poids. Dans l'un des appareils, les deux premières feuilles étaient dans de l'air ordinaire (1 gramme dans 19 centimètres cubes d'air); dans le second appareil les deux autres feuilles étaient dispo-

sées de la même manière dans un appareil identique, mais on y ajoutait une quantité d'éther telle que la respiration à l'obscurité restait la même dans les deux appareils.

Les deux lots ont été exposés de 1 h. 45 m. à 5 h. 45 m. du soir à la même lumière (lumière diffuse et soleil par intervalles), dans de l'air contenant une proportion déterminée d'acide carbonique provenant de la respiration antérieure des feuilles à l'obscurité.

La comparaison des analyses dans les deux appareils a donné par différence : 3,54 pour 100 d'acide carbonique non décomposé dans l'appareil à éther, et 5,60 d'oxygène non dégagé. D'où :

$$a = 1,28.$$

C'est le même nombre que celui qui a été trouvé par la méthode précédente.

3. *Par la méthode de la baryte.* — Les feuilles du même Houx, semblables à celles dont on vient de parler, ont été étudiées le même jour par la méthode de la baryte (série n° 10).

Dans chaque appareil, seize feuilles étaient placées dos à dos ; elles pesaient ensemble 10 grammes et étaient renfermées dans 400 centimètres cubes d'air. Les deux lots de feuilles ont été exposés à la même lumière diffuse de 1 h. 30 m. à 5 heures du soir.

En comparant les analyses finales, on trouve dans l'appareil à baryte 1,05 d'oxygène en moins et 0,87 d'acide carbonique en plus (acide qui avait été soustrait par la baryte), d'où, pour le rapport des gaz échangés par l'action chlorophyllienne seule :

$$a = 1,20.$$

Une autre série d'expériences (n° 11) a été faite avec les mêmes feuilles que celles de la série n° 7, et le même jour; on a trouvé pour des feuilles exposées en même temps au soleil : 2,04 d'oxygène en moins dans l'appareil à baryte et

1,71 d'acide carbonique en plus; d'où l'on a, pour le rapport des gaz échangés par l'action chlorophyllienne seule :

$$a = 1,20.$$

C'est encore le même nombre que celui obtenu par les deux méthodes précédentes.

3° *Lilas* (*Syringa vulgaris*). — Le Lilas a été soumis à l'expérience par la première méthode et par celle de la baryte.

1. *Par la méthode de l'exposition successive à l'obscurité et à la lumière.* — Le Lilas a été étudié pendant la longue période où ses feuilles donnent pour la respiration seule un rapport des gaz échangés très voisin de l'unité.

La série d'expériences n° 12 a été faite le 20 juin avec des branches feuillées pesant 16 grammes, placées dans 300 centimètres cubes d'air, exposées à l'obscurité, puis à une lumière diffuse intense; la température a varié de 22 à 27 degrés à l'obscurité; de 27 à 28 degrés, à la lumière. On a, pour les gaz échangés :

Obscurité (de 11 h., matin, à 3 h. 15 m., soir)...............................	$+CO^2 = 5,75$ $-O = 6,11$
Lumière (de 3 h. 15 m., soir, à 7 h., soir)...	$-CO^2 = 3,75$ $+O = 3,85$

D'où pour les rapports des gaz échangés dans chacune des fonctions isolées :

$$r = 0,94 \qquad a = 1,05.$$

Une autre série d'expériences (n° 13) faite le même jour, dans des conditions analogues, a donné les valeurs suivantes :

$$r = 0,92 \qquad a = 1,06$$

Ce sont les mêmes nombres que les précédents. On voit que le rapport de l'action chlorophyllienne seule est, pour

cette espèce et à cette époque, voisin de l'unité, comme celui de la respiration.

2. *Par la méthode de la baryte.* — C'est encore ce qui peut être vérifié par la troisième méthode, qui a été employée, le 20 juin, pour les mêmes branches de Lilas.

Des branches comparables ayant été disposées dans deux appareils semblables, l'un avec baryte et l'autre sans baryte, ont donné comme différence pour l'acide carbonique : 2,00 pour 100 ; comme différence pour l'oxygène : 2,13 ; d'où :

$$a = 1{,}06.$$

Ce nombre est le même que celui obtenu par l'autre méthode.

4° *Fusain du Japon* (*Evonymus japonicus*). — Cette espèce a été étudiée à la fois par les quatre méthodes qui ont été décrites plus haut.

Les séries d'expériences n° 14 et n° 15 ont été faites au printemps (17 avril) alors que le rapport r des gaz échangés par la respiration est égal à 1, pour cette espèce. Ces expériences faites par la méthode de l'exposition successive à l'obscurité et à la lumière, ont donné :

$$a = 1{,}15 \quad \text{(série n° 14)},$$
$$a = 1{,}20 \quad \text{(série n° 15)}.$$

A la même époque, des branches de Fusain pour lesquelles le rapport r était le même, ont donné par la quatrième méthode (branches inégalement vertes) :

$$a = 1{,}25 \quad \text{(série n° 18)}.$$

La série d'expériences n° 16 a été faite en hiver (18 janvier) par la méthode des anesthésiques, à un moment où $r = 0{,}85$. On a trouvé :

$$a = 1{,}10.$$

La série d'expériences n° 16, exécutée pendant la même

saison (9 décembre) et à un moment où le rapport r a la même valeur que précédemment, a fourni le même nombre :

$$a = 1,10.$$

Tous ces nombres sont, on le voit, assez concordants, surtout si l'on compare ceux qui ont été obtenus pendant la même saison.

5° *Pin silvestre* (*Pinus silvestris*). — Le Pin silvestre a été étudié à la fois par la première méthode et par celle de la baryte, à l'époque où le rapport des gaz échangés par la respiration est voisin de 0,85 pour cette espèce.

1. *Par la méthode de l'exposition successive à l'obscurité et à la lumière.* — La série d'expériences n° 17 a été faite le 12 mars avec 23 grammes de branches feuillées placées dans 380 centimètres cubes d'air. La température a varié de 16°,5 à 21 degrés à l'obscurité et était voisine de 30 degrés au soleil. On a pour les gaz échangés :

Obscurité (de 9 h. 30 m., matin, à 2 h. 10 m., soir)	$+CO^2 = 3,47$ $-O = 4,07$
Soleil (de 2 h. 10 m., soir, à 4 h. 40 m., soir)	$-CO^2 = 1,83$ $+O = 1,91$

D'où l'on déduit que le rapport des gaz échangés par la respiration étant 0,85, le rapport inverse des gaz échangés par l'action chlorophyllienne seule doit être compris entre 1,10 et 1,13. On a donc :

$$r = 0,85 \qquad a = 1,12.$$

Une autre série d'expériences, faite pour des branches différentes, alors que la respiration donnait :

$$r = 0,75,$$

a fourni un nombre plus élevé :

$$a = 1,29.$$

2. *Par la méthode de la baryte.* — Les mêmes branches ont été placées le même jour dans deux appareils comparables, l'un sans baryte, l'autre avec baryte, au milieu d'atmosphères renfermant 3 pour 100 d'acide carbonique au début (série n° 18).

On a trouvé pour l'oxygène non dégagé, en moins dans l'appareil à baryte : 1,82 pour 100; et pour l'acide carbonique non absorbé, en plus : 1,64 pour 100. D'où :

$$a = 1,10.$$

D'autres expériences, faites par la même méthode (série n° 19), ont fourni le même nombre :

$$a = 1,12.$$

6° *Marronnier* (*Æsculus Hippocastanum*). — Les feuilles de Marronnier ont été soumises à l'expérience par la méthode des anesthésiques et par celle de l'obscurité comparée à la lumière.

Cette dernière méthode a fourni, le 22 avril, les nombres suivants à la lumière diffuse :

$a = 1,16$ (série n° 21),
$a = 1,17$ (série n° 22).

Les feuilles du même arbre ont donné par la même méthode en juin, un nombre plus différent :

$a = 1,06$ (série n° 24).

Par la méthode des anesthésiques employée avec les mêmes feuilles que celles des séries n°s 21 et 22, on a obtenu un nombre analogue :

$a = 1,11$ (série n° 25).

7° *Tilleul* (*Tilia platyphylla*). — Le Tilleul a été étudié par la méthode de l'obscurité et de la lumière comparées et par la méthode des anesthésiques, à l'époque où les feuilles de cet arbre donnent pour le rapport $\frac{CO^2}{O} = r$ une valeur voisine de l'unité.

Par la première méthode, on a obtenu les nombres suivants, le 24 avril, au soleil :

$$r = 1{,}00 \qquad a = 0{,}99 \quad \text{(série n° 25).}$$

C'est l'unité pour les deux rapports.

Par la méthode de l'éther, le même jour, avec les mêmes feuilles, on a :

$$r = 1{,}00 \qquad a = 0{,}96 \quad \text{(série n° 26).}$$

On voit que ce sont les mêmes nombres. C'est là un exemple très net d'une plante qui, au même moment, présente l'égalité des deux rapports inverses.

8° *Orme* (*Ulmus campestris*). — Les branches feuillées de cet arbre ont été étudiées par la première méthode et aussi par la méthode des anesthésiques.

Par la méthode de comparaison à l'obscurité et à la lumière, on a trouvé :

$$a = 1{,}21 \quad \text{(série n° 27).}$$

La méthode des anesthésiques a été employée en plaçant les branches comparables dans des atmosphères inégalement riches en acide carbonique, et en n'éthérisant que de manière à atténuer dans l'un des appareils la fonction chlorophyllienne, sans la supprimer. On a ainsi trouvé :

$$a = 1{,}11 \quad \text{(série n° 28).}$$

9° *Autres espèces.* — Les autres espèces étudiées n'ont été soumises à l'expérience que par la méthode de comparaison à l'obscurité et à la lumière.

Le Lierre (*Hedera Helix*), mis dans l'appareil en hiver, au moment où le rapport r est voisin de 0,85, a donné sensiblement les mêmes résultats dans trois séries d'expériences, le 19 novembre, le 20 novembre et le 1er décembre. On a pour les rapports des gaz échangés dans les deux fonctions isolées :

$r = 0{,}86$ $a = 1{,}09$ (série n° 29),
$r = 0{,}80$ $a = 1{,}08$ (série n° 30),
$r = 0{,}84$ $a = 1{,}06$ (série n° 31).

Ces résultats sont, on le voit, suffisamment concordants.

Le Tabac (*Nicotiana Tabacum*) a été étudié une fois par la même méthode, en novembre, et deux fois en juin. On a trouvé :

$a = 1{,}12$ (série n° 32),
$a = 1{,}14$ (série n° 33),
$a = 1{,}03$ (série n° 34).

Ces nombres sont encore assez semblables, bien que la première série d'expériences, n° 32, ait été faite à la lumière diffuse et les deux autres par un soleil intense.

Le Chêne (*Quercus sessiliflora*), mis en expérience le 23 juin, au moment où son rapport r était voisin de l'unité, a donné :

$r = 0{,}94$ $a = 1{,}08$ (série n° 35).

Le Pélargonium a fourni le nombre 1,10 (février, série n° 36), la Ronce, en novembre, a donné 1,06 (série n° 37). Le Petit-Houx, en décembre, a donné 1,08 (série n° 38).

Résultats généraux. — Dans le tableau suivant des principaux résultats généraux obtenus, figurent un certain nombre des expériences précédentes pour lesquelles, outre les rapports spéciaux a et r des fonctions isolées, on a aussi mesuré le rapport des gaz échangés dans la résultante des échanges gazeux, à la lumière. On a placé en regard le rapport des gaz échangés par l'action chlorophyllienne seule, par la respiration seule

et le rapport $\frac{o}{c}$ de la résultante des deux actions combinées à la lumière. C'est ce dernier rapport qui correspond aux nombres déterminés par M. Boussingault, dans ses recherches sur les échanges gazeux entre l'air et les plantes, à la lumière.

COMPARAISON DES RAPPORTS

(Cas où le rapport de la résultante est voisin de l'unité).

NOMS DES ESPÈCES étudiées.	ÉPOQUE des expériences.	ACTION chlorophyllienne seule $\frac{\text{vol O}}{\text{vol CO}^2} = a$	RESPIRATION seule $\frac{\text{vol CO}^2}{\text{vol O}} = r$	RÉSULTANTE des deux fonctions à la lumière $\frac{o}{c} = \text{R}$
Tabac.............	Novembre......	1,12	0,73	1,00
Lierre.............	Novembre......	1,09	0,86	1,00
Lierre.............	Novembre......	1,08	0,80	1,01
Ronce.......	Novembre......	1,06	0,84	0,91
Lierre.............	Décembre......	1,06	0,84	0,88
Petit Houx.........	Décembre.......	1,08	0,78	0,92
Genêt.............	Mars...........	1,16	0,87	1,09
Pin silvestre.......	Mars...........	1,17	0,80	0,88
Pin silvestre.......	Mars...........	1,12	0,85	1,04
Marronnier........	Juin...........	1,06	0,83	0,99
Lilas..............	Juin..	1,06	0,96	1,05
Lilas..............	Juin...........	1,05	0,93	1,02
Houx..............	Février........	1,24	0,75	1,13
Marronnier.........	Avril.	1,16	0,82	0,91
Genêt.............	Février........	1,16	0,85	0,92

On voit que les valeurs de la colonne de droite sont assez voisines de l'unité. Les nombres donnés par M. Boussingault pour la valeur de $\frac{o}{c} = R$, sont compris dans toutes ses expériences entre 0,81 et 1,17; on peut remarquer que toutes les valeurs de R dans les expériences qui précèdent, alors que les feuilles étaient exposées à une lumière assez intense, sont précisément comprises entre les mêmes limites.

Mais il ne faut pas oublier que, comme on l'a vu plus haut, les résultats n'ont pas été les mêmes pour la résultante R, dans d'autres conditions d'éclairement. En outre, dans des cas nombreux, la respiration l'emportait encore sur l'action chlorophyllienne à la lumière et la résultante se produisait dans le même sens que la respiration.

Toutes ces expériences ont été faites à des époques et pour des espèces tellement choisies que le rapport r des gaz échangés par la respiration seule soit inférieur ou au plus égal à l'unité. On peut observer que a, rapport inverse des gaz échangés par l'action chlorophyllienne seule, offre alors des valeurs correspondantes qui sont supérieures ou égales à l'unité.

IV. — CONCLUSIONS.

Les recherches dont il vient d'être rendu compte font voir que la séparation de l'action chlorophyllienne et de la respiration peut être opérée par plusieurs méthodes, qui donnent des résultats suffisamment concordants. Il est donc possible maintenant d'étudier la fonction chlorophyllienne seule chez les tissus verts exposés à la lumière et, d'autre part, la respiration seule chez ces mêmes tissus.

Quant aux résultats obtenus dans les expériences qui précèdent pour le rapport des gaz échangés par l'action chlorophyllienne seule, comparés à celui de la respiration pendant le même temps, il est difficile de formuler des conclusions générales. En effet, les conditions expérimentales, dans ces recherches, ont toujours été assez variables au point de vue de

la température et de l'intensité lumineuse. Dans toutes les expériences faites, on s'est seulement préoccupé de placer deux lots de plantes sous l'influence des mêmes radiations, puisqu'il ne s'agissait que de comparer les deux appareils exposés simultanément à la lumière.

Cependant, quand la résultante des échanges gazeux a été mesurée directement, on a trouvé que, dans les cas les plus nombreux, les échanges de gaz à la lumière sont tels que le volume d'oxygène dégagé représente à peu près le volume de l'acide carbonique absorbé. Mais, même dans ces circonstances, le plus souvent, les rapports des gaz échangés dans chacune des fonctions isolées sont différents de l'unité; tandis que l'oxygène absorbé surpasse souvent l'acide carbonique émis dans la respiration seule, au contraire, l'oxygène dégagé surpasse souvent l'acide carbonique absorbé dans l'action chlorophyllienne seule.

Dans les conditions où se trouvaient placées ces plantes, il semble donc qu'il se produisait comme une sorte de compensation entre l'échange des gaz par l'action chlorophyllienne isolée et l'échange des gaz par la respiration. Jusqu'à quel point une semblable compensation est-elle toujours réalisée? Cette question reste encore à examiner et les résultats précédents ne permettent pas encore d'y répondre.

Quoi qu'il en soit, les procédés d'étude de l'action chlorophyllienne sont maintenant trouvés et cette fonction si importante pourra être examinée dorénavant, sans que les résultats soient faussés par la respiration.

RECHERCHES CHIMIQUES

SUR LA

MATURATION DES GRAINES

Par M. A MÜNTZ

A côté de la fonction prédominante des végétaux supérieurs qui consiste à élaborer, par les parties vertes, la matière organique, aux dépens des éléments minéraux, se place une fonction secondaire qui tend à accumuler, dans certains organes, ces principes ainsi conquis à la vie végétale, en les transformant plus ou moins, de manière à en faire des réserves à utiliser ultérieurement. C'est ainsi que la graine, impuissante à soutirer directement au sol et à l'atmosphère les éléments destinés à fournir à l'embryon sa première nourriture, concentre dans ses tissus, à l'époque de la maturité, les substances que les organes foliacés ont préparées.

Le mécanisme de ce transport et les modifications produites à l'intérieur du grain peuvent être étudiées par le microscope; on a pu ainsi observer certains faits relatifs à la formation de l'amidon, des matières grasses, etc. Mais ce mode de recherches ne permet pas de saisir la présence de quelques corps dont le rôle est important, tels que les sucres, les gommes, etc.; il a encore l'inconvénient de ne fournir aucune notion sur l'importance, comme quantité, des principes qui sont en jeu. L'analyse chimique peut intervenir utilement, conjointement avec l'examen microscopique, dans l'étude de l'accroissement et de la maturation de la graine.

A côté des matières azotées et des sels minéraux que renferment toutes les graines, se placent les éléments hydro-

carbonés, dont le rôle consiste surtout à fournir à la jeune plante, avant le commencement de sa vie propre, l'aliment respiratoire dont elle a besoin. Les matières amylacées et les corps gras sont les plus abondants parmi ces éléments, elles ont en outre un intérêt considérable au point de vue de l'alimentation de l'homme et des applications industrielles.

J'ai cherché à élucider quelques faits se rattachant à la formation de l'amidon et des graisses dans les graines, en les examinant à différentes époques, depuis leur formation jusqu'à la maturité complète; j'ai aussi étudié quel était le moment de la maturité le plus favorable à un rendement élevé de récolte, et l'influence, sur la conservation, d'une récolte prématurée. Dans la première partie de ce travail, je parlerai des céréales, qui sont les graines amylacées les plus usuelles. La seconde partie est relative aux graines oléagineuses.

PREMIÈRE PARTIE.

Graines amylacées.

Lorsqu'on examine le grain des Graminées cultivées comme céréales, au moment où il commence à se former, on le trouve rempli d'un liquide laiteux dans lequel le microscope montre de l'amidon à divers degrés de développement. Ce liquide, qui a une saveur fade, existe, avec le même aspect, jusqu'au moment où la maturité approche; alors le grain durcit, se dessèche; c'est l'époque de la récolte. Quelles sont les transformations que subit la matière hydrocarbonée pour arriver à l'amidon qui paraît être dans ces grains un produit ultime?

Les matières hydrocarbonées, auxquelles leur composition a fait donner le nom d'hydrates de carbone, jouent dans la vie des plantes un rôle prépondérant. A l'état de sucres, de gommes, de matières amylacées, de cellulose, elles existent à tout moment dans les diverses parties des végétaux. Sous les formes multiples qu'elles peuvent affecter, elles constituent

l'état que revêt le plus généralement le carbone pour passer d'un degré d'organisation plus simple à un degré plus élevé et inversement. Les transformations de ces substances les unes dans les autres, transformations dont le mécanisme nous échappe presque toujours, sont liées aux fonctions les plus intimes des végétaux. C'est pour cette raison que nous insistons sur les faits qui ont trait aux modifications des hydrates de carbone.

MATURATION DU GRAIN DE SEIGLE.

1. Le grain de Seigle, à quelque degré de maturité qu'on le prenne, a une saveur insipide qui ferait penser à l'absence de matières sucrées; cependant en le traitant par l'alcool, on obtient une solution contenant abondamment une substance qui, sans action immédiate sur les liqueurs cuivriques, en acquiert une très énergique après avoir été traitée par un acide minéral étendu. Il y a donc lieu d'y rechercher la présence d'un sucre analogue au sucre de canne. Dans ce but, on a traité par de l'alcool à 80 degrés des grains de Seigle pris trois semaines après la floraison (15 juin 1877), au moment où ils étaient encore laiteux; l'alcool étant chassé à basse température, on a précipité par le sous-acétate de plomb. La liqueur obtenue ne donnait aucune déviation au polarimètre; après avoir été traitée à 100 degrés, pendant deux minutes par une petite quantité d'acide sulfurique (1 pour 100), elle a donné une déviation de 3°,15 à gauche, à la raie du sodium; elle réduisait la liqueur de Fehling; on a dosé pour 100 de liqueur, 3,06 de sucre réducteur. Le pouvoir rotatoire du sucre préexistant est donc nul; celui de la glucose formée par son interversion est égal à — 51°,4.

Dans une autre expérience (27 juin 1877) on a traité la graine de Seigle non encore mûre par de l'eau froide additionnée de sous-acétate de plomb; le liquide obtenu a été additionné d'acétate de plomb ammoniacal; le précipité formé a été lavé et décomposé par l'hydrogène sulfuré. On a déco-

loré la liqueur par le noir animal, puis on l'a intervertie en la chauffant pendant deux minutes avec 1 pour 100 d'acide sulfurique. Cette liqueur contenait pour 100, 5,60 de sucre réducteur et donnait au polarimètre une déviation de — 5°,74 à la température de 15 degrés. Le pouvoir rotatoire, calculé avec ces données, est de — 51°,2. A l'origine, le liquide ne donnait aucune déviation et ne contenait que des traces de sucre réducteur.

Du Seigle au même degré de maturité (27 juin) a été broyé et traité par de l'alcool faible; l'alcool a été chassé à basse température, la liqueur décolorée par le noir animal et ensuite additionnée d'alcool fort. On a obtenu une masse gommeuse blanche, légèrement chatoyante, qu'on a lavée à l'alcool, redissoute dans l'eau et précipitée une seconde fois. La substance ainsi obtenue est insipide, sans action sur la lumière polarisée et les liqueurs cuivriques, même à l'état de solution concentrée; mais traitée à chaud, pendant quelques instants, par les acides minéraux très étendus, elle acquiert une saveur sucrée, réduit abondamment les liqueurs cuivriques et dévie fortement à gauche le plan de la lumière polarisée. Une solution intervertie, dans laquelle on a dosé 8,75 pour 100 de sucre réducteur, a donné à la température de 16 degrés une déviation de — 9°, 06. Le pouvoir rotatoire, calculé avec ces données, est de — 51°,7.

En répétant ces essais à divers degrés de maturité, on a toujours obtenu le même résultat; la graine de Seigle contient comme matière sucrée une substance dépourvue de pouvoir rotatoire et sans action sur le réactif cuivrique, mais qui se transforme avec la même facilité que le sucre de canne, en glucose lévogyre, réduisant la liqueur de Fehling. Les propriétés de cette substance se confondent avec celles de la synanthrose ou lévuline, que MM. G. Ville et Joulie (1) ont signalée dans les racines des Synanthérées, et que M. Pope (2) a étudiée.

(1) *Moniteur scientifique*, 1866, p. 836.

(2) *Annal. der Chem. u. Pharmac.*, t. CLVI, p. 181.

L'identité des deux substances a été vérifiée par la comparaison avec la synanthrose extraite des tubercules du Topinambour. Ce tubercule contient de la synanthrose en grande quantité ; c'est à ce sucre à saveur insipide qu'il doit la plus grande partie de sa valeur alimentaire.

La proportion qu'on y trouve généralement est de 15 pour 100, c'est-à-dire les trois quarts de la matière sèche du tubercule. Pour la préparer, on râpe et on exprime: on précipite le jus par du sous-acétate de plomb et on sépare l'excès de plomb, après fixation, par de l'hydrogène sulfuré. La liqueur obtenue est additionnée de deux fois son volume d'alcool à 90 degrés qui précipite l'inuline. On décante, on concentre à basse température et on précipite la liqueur sirupeuse, décolorée par le noir animal, au moyen d'alcool fort. On obtient ainsi une masse pâteuse, blanche, d'un aspect chatoyant, refusant de cristalliser, qu'on lave à plusieurs reprises par l'alcool. Cette masse constitue la synanthrose sensiblement pure, qu'on peut regarder comme un analogue du sucre de canne. Son pouvoir rotatoire est nul; il ne réduit pas les liqueurs cuivriques, mais les acides minéraux étendus le transforment rapidement à chaud en un mélange de deux glucoses : la glucose dextrogyre normale et la lévulose ; ainsi se comporte le sucre de canne lui-même. Mais la synanthrose ainsi intervertie, a un pouvoir rotatoire de — 52 degrés et double de celui de la saccharose intervertie. Ce résultat s'explique par le fait établi par M. Pope, qu'au lieu de donner, par sa transformation des parties égales de lévulose et de glucose, comme le sucre de canne, il donne deux parties de lévulose et une de glucose. La comparaison de la substance extraite de la graine de Seigle avec la synanthrose du Topinambour a montré l'identité des deux corps. Comme dernière vérification, on a extrait, de la synanthrose de Seigle intervertie, la lévulose, dont on a pu constater les caractères essentiels. Cette extraction est facile par le procédé de M. Dubrunfaut, qui consiste à précipiter la lévulose sous la forme de lévulate de chaux, à basse température, et à décomposer par l'acide oxalique le précipité

calcaire qu'on a exprimé et lavé à l'eau glacée. On a obtenu pour la lévulose ainsi extraite de la graine de Seigle les résultats suivants :

Sucre réducteur pour 100 de liqueur..........	9.22
Déviation observée à la température de 23 degrés.	— 17°,95

Ce qui donne un pouvoir rotatoire de — 98°,0 à 23 degrés, qui, ramené par le calcul à la température de 15 degrés, donne — 104°,0. C'est donc de la lévulose normale. L'existence de la synanthrose dans le grain de Seigle pris avant la maturité est ainsi démontrée ; ce sucre est le seul qu'on ait pu y rencontrer.

On a examiné par les mêmes procédés du Seigle mûr de 1877, conservé depuis un an. La liqueur obtenue n'avait aucune action sur la lumière polarisée et ne réduisait pas la liqueur cuivrique ; traitée à chaud par l'acide sulfurique dilué, elle a donné une déviation de — 6°,7 à la température de 19 degrés et contenait pour 100, 6,36 de sucre réducteur. Le pouvoir rotatoire du sucre interverti, calculé avec ces données et ramené à 15 degrés, est de 52°,7. Là encore il y avait donc de la synanthrose ; ce sucre a été constaté de même dans des échantillons de Seigle conservés depuis plusieurs années.

Ces résultats montrent que dans le grain de Seigle, avant et après la maturité et même après une conservation de quelques années, il existe un sucre analogue au sucre de canne, la synanthrose, qui n'avait été trouvée jusqu'à présent que dans les racines ou tubercules de quelques Synanthérées.

La synanthrose existe en proportions très variables dans le grain de Seigle ; extrêmement abondante dans les premiers temps du développement de la graine, elle diminue graduellement à mesure que la maturation se produit, et même dans le grain mûr, elle continue à décroître lentement ; il est à présumer que dans des échantillons d'origine très ancienne on n'en trouverait plus. A mesure que la synanthrose diminue, on voit augmenter la proportion d'amidon, qu'on peut regarder comme provenant de la transformation de ce sucre.

Les chiffres suivants établissent ce fait :

Date de la prise d'échantillon.	Eau pour 100 de graine fraîche.	Pour 100 de graine sèche (1).		Observations.
		Synanthrose.	Amidon.	
25 mai 1878.....	73.20	45.00	24.55	10 jours après la floraison.
2 juin...........	72.90	30.49	37.70	
12 juin..........	64.64	19.06	47.36	
24 juin..........	55.01	15.29	56.82	
6 juillet	26.64	13.12	64.03	
12 juillet........	14.97	6.85	68.75	Époque de la récolte.
13 octobre.......	15.10	5.19	70.45	Conservé en tas.

Date de la prise d'échantillon.	Poids de 100 grains.		Pour 100 de graine.		Pour 100 de graine sèche.	
	Frais.	Secs.	Mat. sèche.	Eau.	Synanthrose.	Amidon.
	gr.	gr.				
3 juin 1880....	2.07	0.57	27.6	72.4	30.50	26.50
13 juin........	3.28	1.16	34.9	65.1	15.45	44.90
24 juin........	4.58	2.06	47.4	52.6	11.36	53.20
7 juillet........	2.87	2.11	75.6	24.4	7.60	66.30

Dans le grain mûr, nous trouvons des quantités de synanthrose variables, suivant l'âge de la graine ; la transformation en amidon paraît donc se continuer longtemps ; peut-être aussi la synanthrose disparaît-elle par le fait de la respiration.

Les chiffres suivants sont rapportés au grain à l'état sec ; l'analyse a été faite en octobre 1878.

			Synanthrose pour 100.
Seigle de la ferme de Vincennes	récolté en	1878....	5.16
—	—	1877....	3.68
Seigle d'Alsace	—	1878....	4.56
Seigle d'Aubusson (Creuse)	—	1873....	3.44
Seigle d'origine inconnue	—	1855 (2).	1.99

La synanthrose n'est pas également répartie dans les diverses parties du grain. On a broyé au moulin à noix du seigle de la ferme de Vincennes et on a séparé grossièrement,

(1) Dessiccation faite à 105 degrés.

(2) Conservé dans les collections du Conservatoire des Arts et Métiers.

par le tamisage : 1° de la farine blanche; 2° de la farine bise; 3° du son. On a dosé :

	Synanthrose pour 100.
Dans la farine blanche	3.50
— bise	4.67
Dans le son	6.23
De la farine blanche du commerce a donné	2.32
Du son de Seigle du commerce	4.18

La corrélation qui existe entre la disparition de la synanthrose et l'apparition de l'amidon nous a fait rechercher si la synanthrose, pour passer à l'état d'amidon, ne se transformait pas préablement en glucose et subséquemment en dextrines. La marche inverse se produit généralement, sinon toujours, lorsque l'amidon donne naissance à une saccharose. Ainsi, pendant la germination des graines amylacées, la production de sucre de canne, que j'ai pu constater dans presque tous les cas, est précédée de la formation des produits de décomposition de l'amidon, les corps dextrineux et les glucoses. Il ne paraît pas que l'élaboration de l'amidon donne lieu à la production de corps intermédiaires; il ne m'a jamais été possible de découvrir la moindre trace de substances ayant de l'analogie avec les dextrines et dont les caractères principaux sont le pouvoir rotatoire élevé et la propriété de se transformer en glucoses sous l'action des acides.

L'inuline existe dans les racines et tubercules des Synanthérées dans lesquelles on rencontre la synanthrose et il paraît exister un lien de parenté entre ces deux substances qui donnent, par leur hydratation, la première de la lévulose pure, la seconde deux tiers de son poids de lévulose. Il y avait donc lieu de rechercher, dans les grains de Seigle, si riches en synanthrose, la présence de l'inuline.

Aucune trace de ce corps n'y a été trouvée; mais on a rencontré en abondance une substance ayant toutes les propriétés des gommes. Pour extraire cette substance, on broie la graine avec une solution à 5 pour 100 d'acétate neutre de

plomb; on exprime après digestion, on filtre et, dans la liqueur débarrassée de l'excès de plomb par l'hydrogène sulfuré, on ajoute de l'alcool. La gomme se dépose en flocons blancs, à peu près exempts de matières azotées; on la lave, la redissout et la précipite une seconde fois. Elle a toutes les réactions des gommes; le sous-acétate de plomb la précipite; traitée par l'acide azotique, elle donne de l'acide mucique; son pouvoir rotatoire est lévogyre et peu élevé. Chauffée avec les acides minéraux étendus, elle donne des quantités de glucose qui augmentent graduellement pendant quelques heures. Le pouvoir rotatoire de la glucose formée est dextrogyre. Cette gomme existe dans le grain pris à tous les degrés de développement; le grain mûr en renferme encore de notables quantités.

Le 25 mai,	100 de grain sec ont donné.....	0.94	de gomme.
Le 3 juin,	—	2.40	—
Le 12 juin,	—	2.30	—
Grain mûr,	—	2.30	—

La gomme de la graine de Seigle ne paraît donc pas constituer un état transitoire des éléments hydrocarbonés; ici, comme dans la généralité des cas, elle semble être un produit de sécrétion, immobilisé et ne jouant plus de rôle dans les faits de nutrition des cellules végétales.

MATURATION DU GRAIN DE BLÉ.

1. Le 3 juin 1880, des grains de Blé ont été triturés et délayés avec de l'eau contenant du sous-acétate de plomb. Le liquide filtré et débarrassé de l'excès de plomb donnait une déviation de — 0°,8; il ne réduisait pas sensiblement la liqueur de Fehling. Après avoir été interverti, il déviait de — 5°,3 et contenait 4,2 pour 100 de sucre réducteur. La déviation due à l'interversion était donc de — 4°,5, ce qui conduit, pour le sucre réducteur formé, à son pouvoir rotatoire de — 53°,0. On n'a pas examiné quelle était la substance qui avait donné originairement la déviation de — 0°,8.

2. Le 3 juillet 1881, des grains de Blé encore laiteux ont été broyés avec du sous-acétate de plomb, la liqueur donnait une déviation de — 0°,3 et contenait 0,9 pour 100 de sucre réducteur. Après l'interversion, la déviation était de — 2°,5 et la proportion de sucre réducteur de 2,9 pour 100, ce qui donne, pour le sucre réducteur formé, un pouvoir rotatoire de — 49°,1.

3. Le 13 juillet 1881 des grains de Blé, pris environ 15 jours avant la maturité, ont été broyés avec de l'alcool faible, la solution alcoolique a été évaporée à basse température et le liquide obtenu purifié par le sous-acétate de plomb. La déviation a été de — 9°,9, à la température de 25 degrés, et la quantité de sucre réducteur de 13,4 pour 100; ce qui donne pour le pouvoir rotatoire de ce sucre réducteur préexistant — 47°,0, en ramenant par le calcul à la température de 15 degrés. En intervertissant, on a obtenu une déviation totale de — 16°,2 à la température de 27 degrés et il s'était développé 6,8 pour 100 de sucre réducteur. Ces chiffres conduisent, pour cette nouvelle glucose développée, à un pouvoir rotatoire de — 52°,3.

Tous ces chiffres montrent que la synanthrose existe dans le grain de Blé avant la maturité et que souvent elle y est mélangée avec les glucoses qui se produisent par son interversion.

Les quantités de synanthrose existant dans le grain de Blé avant la maturité sont aussi considérables que dans le Seigle : le 30 juin 1881, le grain étant pris peu de temps après la floraison, 100 grains pesaient $3^{gr},573$ et contenaient $0^{gr},99$ de matière sèche; elles renfermaient pour 100, 6,90 de synanthrose, soit pour 100 de matière sèche, 24,7. Il n'y avait pas sensiblement de sucre réducteur.

La quantité de synanthrose va en diminuant à mesure que la maturation avance et on trouve fréquemment ce sucre accompagné de la glucose qu'il produit par son interversion. Dans le grain presque mûr, les résultats donnés par le polarimètre montrent qu'il y a un mélange de sucres dans des proportions variables; un sucre dextrogyre apparaît de plus en

plus abondant et finit par exister seul dans le grain mûr. Ce sucre est du sucre de canne; en effet une solution obtenue en traitant le Blé mûr par le sous-acétate de plomb a donné une déviation de + 11°,0 et ne réduisait pas la liqueur cuivrique; après l'interversion elle donnait une déviation de — 4°,0 et contenait 9,02 de sucre réducteur pour 100. Ces chiffres, conduisent pour le sucre préexistant, à un pouvoir rotatoire de + 64°,7 et pour la glucose formée à un pouvoir rotatoire de — 22°,2. C'est donc du sucre de canne. En opérant sur des Blés mûrs d'origine et d'âges différents on trouve des résultats pareils aux précédents. Les quantités de sucre de canne contenues dans le Blé mûr sont variables; mais elles dépassent rarement 1,5 pour 100. Dans le grain de Blé à divers degrés de développement, on a cherché la dextrine; on n'a pu observer aucun corps ayant un pouvoir rotatoire dextrogyre élevé et se transformant en glucose par l'action des acides étendus et chauds. Il convient cependant de faire remarquer ici que nous éliminons, par le sous-acétate de plomb, des substances qui pourraient exister, constituant des états plus ou moins solubles de l'amidon, et que nous ne considérons comme dextrines que les produits analogues à ceux que l'on obtient en solubilisant l'amidon par un acide ou par la fermentation diastasique. La présence de l'inuline n'a pas non plus pu être constatée.

On a cherché la présence des gommes proprement dites. Nous attachons une grande importance à l'étude de la diffusion des gommes dans les produits alimentaires. On sait quelle relation étroite lie les gommes et leurs dérivés au sucre de lait, dont la molécule fondamentale paraît la même. Certaines gommes, comme celle que j'ai fait connaître sous le nom de galactine (1), donnent même, par l'action des acides, le principal produit de dédoublement du sucre de lait, la galactose. L'origine du sucre de lait sécrété par les glandes des mammifères n'est pas encore connue. En effet, s'il est admis

(1) *Annal. de chim. et de phys.* (5), t. XXVI, p. 121.

aujourd'hui que le sucre de lait, chimiquement défini, n'est produit que par les herbivores, on ne sait pas encore quelles sont, dans les aliments végétaux, les substances qui peuvent concourir à sa formation; en un mot, on ne sait pas si l'animal trouve toute formée la molécule fondamentale de lactose ou s'il l'élabore aux dépens de n'importe quelle substance hydrocarbonée, réalisant ainsi une synthèse qui n'a pas encore pu être effectuée dans le laboratoire. Au point de vue des fonctions physiologiques des animaux, cette question a un grand intérêt. Nous ne l'abordons ici qu'en passant, mais avec l'intention d'y revenir.

Une gomme proprement dite a pu être constatée en petite quantité dans le grain de Blé pris avant la maturité, aussi bien que dans le grain mûr.

MATURATION DE L'ORGE ET DE L'AVOINE.

Le 3 juillet 1880, des grains d'Orge, dite céleste, encore laiteux, ont été traités par les procédés décrits plus haut. La liqueur ne donnait qu'une réduction très faible du réactif cuivrique; mais elle déviait à gauche, de 1°,4, le plan de la lumière polarisée. Après avoir été chauffé avec un acide, le liquide contenait 4,60 pour 100 de sucre réducteur et sa déviation était de — 6°,3. Le pouvoir rotatoire du sucre interverti, calculé avec ces données, est de — 53°,8. Le grain d'Orge contient donc également, avant sa maturité, de la synanthrose, qui, ici encore, paraît jouer un rôle important par la forte proportion dans laquelle elle existe.

Le 29 juin 1880, le grain étant encore laiteux, 100 grains pesaient $3^{gr},252$, donnant $0^{gr},913$ de matière sèche. Ces grains contenaient pour 100, 7,44 de synanthrose, soit 26,6 pour 100 de sa matière sèche.

Le 11 juillet, au moment de la maturité, 100 grains pesaient $3^{gr},49$, donnant $2^{gr},95$ de matière sèche. Ces grains contenaient pour 100, 1,70 de sucre non réducteur.

Dans le grain mûr, la synanthrose a disparu et, comme dans le Blé, est remplacée par du sucre de canne. En effet, l'Orge céleste, prise trois mois après la récolte, a donné 1,5 pour 100 de sucre, ayant un pouvoir rotatoire de + 66°,0, et donnant par l'interversion une glucose d'un pouvoir rotatoire de — 23 degrés. On n'y a pas trouvé de dextrine ni d'inuline. La gomme y existe assez abondamment.

L'Avoine n'a pas pu être soumise à un examen aussi minutieux. L'impossibilité de séparer le grain non mûr des glumes qui l'entourent ne permet pas d'opérer sur le grain isolé. Cependant les résultats montrent, quoique avec moins de netteté, que le grain contient, avant la maturité, de la synanthrose, et, lorsqu'il est mûr, du sucre de canne seulement.

Le grain de Maïs s'éloigne, sous le rapport des matières sucrées, des céréales proprement dites. Il contient, avant la maturité, du sucre de fruits, c'est-à-dire le mélange à proportions égales de glucose et de lévulose, que donne le sucre de canne par sa transformation.

Le 17 septembre 1878, on a examiné le grain encore laiteux du Maïs rond. La liqueur donnait une déviation de — 3°,6 à la température de 19 degrés et contenait pour 100, 7,5 de sucre réducteur, ce qui donne un pouvoir rotatoire de — 26 degrés à la température de 15 degrés. L'action des acides n'a pas modifié la déviation ni la proportion du sucre réducteur; il n'y avait donc pas de saccharose, mais 1 à 2 pour 100 de sucre de canne. En effet, du grain mûr, traité par l'alcool, a donné une solution déviant de + 3°,5 et ne réduisant pas la liqueur cuivrique. Après le traitement par l'acide, la déviation était de — 0°,7 et la quantité de sucre réducteur de 3 pour 100. Ces chiffres conduisent pour le sucre préexistant à un pouvoir rotatoire de + 67°,3, et, pour la glucose formée, à celui de — 23°,3, correspondant à ceux que donne le sucre de canne.

DU FERMENT INTERVERSIF DES GRAINES.

Dans le grain de Seigle, à toutes les époques de la matura-

tion, la synanthrose se trouve inaltérée ; dans les grains de Blé, il n'en est pas toujours ainsi ; on trouve souvent, à côté de la synanthrose, son produit de dédoublement, mélange de deux parties de lévulose et d'une de glucose. Il y avait lieu de chercher si le grain de Blé contenait un ferment interversif, agissant sur la synanthrose. Dans ce but on a pris deux lots égaux de grains de Blé, cueillis le 29 juin 1882, au moment où le grain est déjà très développé, mais encore laiteux ; l'un des lots a été broyé immédiatement avec de l'eau chargée de sous-acétate de plomb, qui arrête toute transformation ; l'autre lot a été écrasé avec un peu d'eau, soumis pendant deux heures à une température voisine de 40 degrés et traité ensuite comme le premier. Le premier lot contenait :

Pour 100 de graine :	synanthrose................	3.0
—	synanthrose intervertie.......	0.0

Le second lot, placé dans des conditions telles qu'un ferment interversif pût exercer son action, contenait :

Pour 100 de graine :	synanthrose................	1.7
—	synanthrose intervertie.......	1.5

Il y a donc eu en deux heures une action interversive considérable, qui ne peut être attribuée aux traces d'acide organique que contient le grain, acide qui n'agit qu'avec un extrême lenteur sur la synanthrose. Il y a donc lieu d'attribuer à un ferment interversif cette transformation si énergique.

Le grain de Seigle, pris le 29 juin à un degré de maturité plus grand, a été soumis au même traitement. Le lot traité immédiatement a donné pour 100 de grain :

Synanthrose................................	5.1
Synanthrose intervertie...........................	0.0

Le lot broyé resté deux heures à 40 degrés a donné pour 100 de grain :

Synanthrose	5.0
Synanthrose intervertie	0.2

Ici cette action d'un ferment interversif est à peine manifeste. Le grain d'Orge s'est comporté comme le grain de Blé, c'est-à-dire intervertissant rapidement, après avoir été broyé, la synanthrose qu'il renferme.

Il convient de faire ici une remarque : le ferment soluble qui existe dans le grain n'exerce son action que lorsque les cellules sont déchirées; dans les grains entiers, où pourtant il existe plus de 50 pour 100 d'eau, l'interversion est nulle, au moins pendant un temps assez long. Cette transformation, qui ne s'accomplit que très lentement dans le grain intact, se trouve donc exagérée par le fait de la destruction mécanique du tissu cellulaire, comme si le ferment interversif était produit en plus grande abondance lorsque la vie propre de la cellule a cessé.

Le ferment interversif contenu dans le grain de Blé n'est pas seulement capable d'intervertir la synanthrose contenue dans ce grain, mais encore le sucre de canne avec lequel on le met en contact : deux lots de grains de Blé non mûr, de 10 grammes chacun, ont été triturés avec de l'eau et additionnés de quelques gouttes de chloroforme destiné à empêcher l'intervention des ferments figurés; l'un des lots a reçu $0^{gr},2$ de sucre de canne; il n'y avait pas de sucre réducteur préexistant. Après trente-six heures on a dosé :

	Glucose formée.
Dans le premier lot	$0^{gr},56$
Dans le lot additionné de sucre	$0^{gr},70$

70 pour 100 du sucre de canne ajouté ont donc été transformés en glucose dans cet espace de temps.

DÉTERMINATION DES SUCRES DANS LES TIGES ET LES FEUILLES.

La nature des sucres étant déterminée dans le grain, il

convient de chercher s'ils sont formés dans le grain même, ou si les feuilles les élaborent pour les lui fournir sous la forme qu'ils revêtent alors.

Les feuilles de Seigle, prises le 25 mai 1877, quelques jours après la floraison, contenaient à peu près parties égales de sucre et de glucose. Les résultats obtenus au polarimètre montrent qu'il y avait un mélange de sucre de canne et de synanthrose avec les produits de l'interversion de ces deux sucres; la synanthrose dominait, mais il n'a pas été possible de déterminer les proportions des matières en présence.

Les feuilles de Blé prises le 5 juillet 1882, encore parfaitement vertes, ont donné par l'expression un jus ayant une déviation de + 0°,6 avant l'interversion et de — 4°,7 après. Il y avait 3,65 pour 100 de sucre réducteur et 3,70 de sucre interversible.

Si tout le sucre interversible avait été de la saccharose, la déviation primitive eût été bien plus forte; la glucose existant après l'interversion avait un pouvoir rotatoire de — 32 degrés. Ici encore on a certainement un mélange de synanthrose, de sucre de canne et de leurs produits de dédoublement. On a du reste pu extraire, des tiges et des feuilles de Blé, de la synanthrose dont on a vérifié les principaux caractères.

Pour les tiges et feuilles d'Orge, la matière sucrée qu'elles renferment est constituée par de la synanthrose intervertie, sans sucre de canne. Le 5 juillet 1882, on a exprimé le jus des feuilles d'Orge. La déviation primitive était de — 4°,6 et, après l'interversion, elle était de — 9°,55 à la température de 23 degrés. Il y avait 5,24 pour 100 de glucose préexistante et 4,50 de sucre non réducteur. Ces chiffres conduisent, pour la glucose formée, au pouvoir rotatoire de — 51°,8, identique avec celui de la synanthrose intervertie.

Le jus des feuilles d'Avoine, cueillies le 22 juin 1882, a donné une déviation de + 1°,2 et contenait 1,28 pour 100 de sucre réducteur. Après l'interversion, la déviation était de — 1°,25 à 23 degrés de température et la quantité de sucre réducteur de 3,27. Le pouvoir rotatoire de cette glucose,

ramené à 15 degrés de température, est de — 23°,0. Dans ce cas on ne trouve donc qu'un mélange de sucre de canne et de son produit de dédoublement.

Le ferment interversif que nous avons trouvé dans le grain existe également dans les tiges et les feuilles. Exemples :

		Sucres réducteurs.	Sucres non réducteurs.
12 juillet.	100 gr. de tiges de Blé contenaient originairement	1.00	2.00
—	100 gr. de tiges broyés avec de l'eau, au bout de 5 heures	1.70	1.3
—	100 gr. de tiges d'Avoine contenaient originairement	0.33	2.17
—	100 gr. de tiges broyés avec de l'eau, au bout de 5 heures	0.62	1.85
—	100 gr. de tiges d'Orge contenaient originairement	0.27	1.90
—	100 gr. de tiges broyés avec l'eau, au bout de 5 heures	1.00	1.20

On voit qu'en cinq heures le ferment interversif a transformé la majeure partie des saccharoses en glucoses.

En résumé, nous trouvons dans les grains de Seigle, de Blé, d'Orge, d'Avoine, pris avant la maturité, de grandes quantités de synanthrose, quelquefois partiellement intervertie, qui diminue à mesure que la maturation avance, faisant place à l'amidon; le Maïs ne contient que du sucre de fruits. Lorsque les grains sont mûrs, on ne trouve plus de synanthrose que dans le Seigle; le Blé, l'Orge, l'Avoine, le Maïs donnent du sucre de canne. Dans les tiges et les feuilles des mêmes espèces, on trouve tantôt de la synanthrose seule avec son produit d'interversion, tantôt du sucre de canne seul avec son produit d'interversion, et plus souvent les deux sucres réunis, plus ou moins intervertis.

Les sucres réducteurs sont absents on n'existent qu'en petite quantité dans le grain; ils sont abondants dans la tige et les feuilles. Les grains ne contiennent à aucun moment de dex-

trine, en désignant par ce nom les substances solubles d'un pouvoir rotatoire élevé, dérivées de l'amidon ; on ne trouve pas non plus d'inuline, mais ils contiennent, à tous les degrés de la maturité, des gommes, donnant de l'acide mucique et se transformant en sucres réducteurs par l'action des acides.

Les graines, les feuilles et les tiges contiennent un ferment capable d'intervertir les sucres, qui ne paraît agir activement que lorsque les cellules sont déchirées.

DE L'INFUENCE DU DEGRÉ DE MATURATION SUR LA QUOTITÉ DE LA RÉCOLTE.

Lorsqu'on suit le poids du grain à mesure que la maturation s'accomplit, en ne tenant compte que de la substance sèche qu'il renferme, on constate, au voisinage du point qu'on regarde comme celui de la maturité, un arrêt d'accroissement, suivi bientôt d'une diminution graduelle (1). Il y a donc un moment qu'il faut saisir pour la récolte, celui où le grain a le poids le plus fort. Si la récolte se fait trop tôt, de même que si l'on diffère, il y a un rendement moins élevé. J'ai cherché à quelle cause il fallait attribuer cette diminution, quelle était, dans les conditions normales, la perte qui en résultait et à quel moment de la vie de la plante le grain renfermait le plus de substance.

La diminution du poids du grain, à partir d'un certain moment, s'explique par l'intensité de la respiration ; le grain, vers l'époque de la maturité, contient encore près de la moitié de son poids d'eau ; dans ce cas il y a une émission d'acide carbonique considérable, comme je l'ai montré ailleurs (2) et, par suite, une déperdition de matière carbonée. Aussi longtemps que le grain reçoit les matériaux élaborés par les organes verts en plus forte proportion qu'il ne les perd par cette

(1) M. I. Pierre avait constaté pour la plante entière un fait analogue (*Annal. de chim. et de phys.*, t. LX (3), p. 129).

(2) *Annales de l'Institut agronomique*, 1881.

combustion, il accumule la matière carbonée. Lorsque l'égalité entre ces deux actions inverses se produit, le poids maximum est obtenu et il faut se hâter de procéder à la récolte, puisque, à partir de ce moment, le poids du grain ne fait que diminuer. Le tableau suivant met ce fait en évidence pour le Seigle pris au voisinage de la maturité.

Date de la récolte.	Poids de 100 grains. Frais.	Poids de 100 grains. Secs.	Eau p. 100 de grains frais.	Observations.	Eau p. 100 dans le rachis.
	gr.	gr.			
28 juin 1881..	6.140	2.858	53.45	Grain encore mou....	»
29 juin	6.180	2.963	52.05	—	»
1er juillet	6.681	3.308	50.50	A peu près mûr (1)...	28.54
2 juillet.......	6.191	3.360	45.76	Maturité............	30.25
4 juillet.......	5.812	3.294	43.33	—	15.48
6 juillet	4.763	3.124	34.41	Maturité très complète.	14.57
11 juillet	3.468	2.923	15.70	Maturité dépassée....	7.70
13 juillet	3.291	2.877	12.60	—	6.76

On voit combien est grande la diminution de poids du grain resté sur pied au delà de la limite d'accroissement ; récolté et séché dès que cette limite est atteinte, il ne perd plus que des quantités bien plus faibles, puisqu'on a enlevé ainsi la forte proportion d'eau du grain, cause principale de sa respiration active.

En prenant l'épi à une époque voisine de la maturité et lorsque la proportion d'eau est encore considérable dans le grain, nous pouvons apprécier la perte éprouvée, par la production d'acide carbonique, pendant un temps donné.

1. Le 4 juillet 1881, on a pris 10 épis de Seigle mûr pesant 31 grammes et renfermant 380 grains ; on les a placés sous une cloche dans laquelle on a fait passer un courant d'air ; à la sortie on a dosé l'acide carbonique, en en retranchant celui qui est normalement contenu dans l'air. L'expérience a été faite au soleil, de 2 h. 5 m. à 3 h. 35 m., soit une heure et demie. Ces 10 épis ont produit 0gr,0129 d'acide carbonique. Dans ce cas, en admettant, pour fixer les idées, qu'il y ait

(1) D'après l'appréciation des praticiens.

4 épis de Seigle par décimètre carré de surface, ce qui correspond à 4 millions d'épis par hectare, et que l'intensité de la respiration soit constante, il y aurait en 24 heures, par cette respiration, 19 kilogrammes de carbone brûlé par les épis d'un hectare, ce qui correspond à la disparition de 44 kilogrammes d'amidon ou de corps analogues. Ce chiffre peut être trop élevé, puisque la nuit, où la température s'abaisse, l'intensité de la respiration est moindre ; il montre cependant qu'au point de vue pratique, cette déperdition doit être prise en considération.

2. Le 13 juillet 1881, 6 épis de Blé presque mûr, pesant 17^{gr},5 et ayant en tout 140 grains, sont placés, dans les mêmes conditions, au soleil, de 3 à 6 heures et demie. L'acide carbonique produit a été de 0^{gr},040, ce qui équivaut, par 24 heures, à une perte de carbone de 50 kilogrammes par hectare, soit près de 120 kilogrammes d'amidon ou de corps analogues.

Ce chiffre de 4 millions d'épis à l'hectare a été obtenu par divers observateurs pour une récolte moyenne.

La réparation de cette perte ne peut se faire que par les sucs qui affluent des organes foliacés vers le grain, dans lequel règne une transpiration active qu'il est facile de mettre en évidence en comparant l'humidité du grain dans les épis qui ont été privés de cet afflux par leur séparation avec la tige à celle du grain d'épis restés sur pied.

3. Le 4 juillet 1881 à 2 heures et demie, on coupe des épis de Seigle au haut de la tige et on les place au bout de longs tubes de verre, fixés dans le sol, à côté des épis restés sur pied, et à la même hauteur, exposés au même soleil, qui était ardent ; à 5 h. 15 m., après 2 h. 45 m. d'exposition, on prend comparativement les épis coupés et ceux qui sont restés sur pied ; on enlève le grain et on y détermine l'eau.

200	grains restés sur pied	pèsent	10^{gr},122	et contiennent	38.79	d'eau pour 100.
200	— coupés	—	9^{gr},832	—	36.31	—

Les grains restés sur pied ont donc, étant placés dans les mêmes conditions d'évaporation, conservé une humidité plus

grande, puisqu'ils ont pu recevoir par la tige une compensation à l'eau qui leur était enlevée.

Le 13 juillet, une expérience semblable a été faite sur le Blé presque mûr. Elle a commencé à 9 heures du matin; à ce moment on a prélevé des épis qu'on a examinés immédiatement; d'autres épis, coupés au haut de la tige, ont été placés au bout de longs tubes de verre, à côté des épis restés sur pied. A 5 heures du soir, après 8 heures d'exposition à un soleil ardent, on a mis fin à l'expérience. Voici les résultats qu'on a obtenus :

	Poids de 200 grains.	Eau p. 100 dans le grain.	Eau p. 100 dans le rachis.
	gr.		
Pris à 9 heures du matin	15.405	34.80	30.2
Resté de 9 heures à 5 heures sur pied	14.708	32.06	22.6
Coupé à 9 heures, resté au soleil jusqu'à 5 heures.	11.910	27.38	5.3

En comparant le grain resté sur pied pendant la journée à celui pris le matin, nous voyons que la restitution par l'intermédiaire de la tige, pendant cette exposition au soleil, n'a pas été égale à la perte par la transpiration; mais en le comparant à celui qui, séparé de la tige, est resté exposé au soleil, on voit que celui qui est resté sur pied a reçu un afflux de liquide considérable, quoique le chaume commençât à jaunir et à se dessécher. En prenant les poids de substance sèche du grain, nous avons les résultats suivants :

	Poids de 200 grains secs.
Pris à 9 heures du matin	10gr,042
Resté sur pied de 9 heures à 5 heures	9gr,991
Coupé à 9 heures, resté au soleil jusqu'à 5 heures.	8gr,648

Pendant 8 heures d'exposition au soleil, les grains ont donc perdu de leur poids par la respiration; mais dans les épis restés sur pied, cette perte a été très minime, à cause de l'apport incessant qui se fait par la tige.

Une circulation relativement active existe donc dans le chaume, puisque le grain continue à recevoir de notables

quantités d'eau et de substances carbonées, à l'époque de la maturité, où la tige et les feuilles commencent à jaunir et à se dessécher. Pour voir jusqu'à quel moment le grain peut continuer à recevoir des quantités de substances carbonées supérieures à celles qu'il perd par la respiration, on a déterminé, au voisinage de la maturité, l'eau de végétation que contient le rachis sur lequel sont implantés les grains et par lequel doit nécessairement passer le flux alimentaire qui va au grain. Les résultats sont contenus dans les tableaux qui précèdent. Ils montrent que le rachis se dessèche plus rapidement que le grain, et que, lorsque la proportion d'eau qu'il renferme devient inférieure à 15 pour 100, le grain ne reçoit plus les sucs nutritifs en quantité suffisante pour compenser la perte qu'il éprouve par la respiration; aussi, à partir de ce moment, le poids de substance sèche du grain va-t-il en décroissant; son eau de végétation diminue également avec une grande rapidité. L'époque où le rachis s'est desséché jusqu'à ne plus contenir que 15 pour 100 d'eau est donc celui qu'il faut saisir pour faire la récolte, puisque à ce moment le grain a accumulé la plus grande quantité de substance, et qu'à partir de ce point il ne fait que diminuer, si l'on n'arrête pas, par une dessiccation rapide, la déperdition qui résulte de la respiration si intense dans le grain gorgé d'eau.

INFLUENCE DU DEGRÉ DE MATURITÉ SUR LA CONSERVATION DES GRAINS.

Frappé de ce fait que des grains de même espèce, mais de provenances diverses, offraient souvent des différences notables dans la proportion d'humidité qu'ils renferment, alors même qu'ils sont restés depuis longtemps exposés dans les mêmes conditions, il me parut intéressant de voir si le degré de maturité avait une influence sur l'hygroscopicité. La pratique fournit quelques données sur ce sujet, mais elles ne s'appuient pas sur des chiffres. Pour étudier cette question, on a fait des récoltes successives jusqu'au jour où le grain était mûr. Le taux d'humidité a été déterminé à plusieurs reprises dans

chacun des lots, qu'on avait placés à l'air dans des conditions absolument semblables.

Voici les résultats obtenus :

	Date de la récolte.	Taux d'humidité pour 100. 10 octobre.	1er novembre.	13 novembre.
Blé de Hongrie......	21 juin 1882...........	14.4	15.7	15.2
—	19 juillet................	13.8	15.8	14.7
—	26 juillet (maturité)......	13.2	14.9	14.4
Seigle de printemps..	22 juin	15.2	18.0	16.9
— ..	29 juin..................	14.3	16.1	15.8
— ..	5 juillet................	13.9	16.6	15.7
— ..	19 juillet (maturité)......	14.2	16.2	15.1
Orge d'hiver.........	22 juin..................	16.3	17.5	16.9
—	29 juin..................	15.8	16.6	16.4
—	5 juillet................	13.6	14.9	14.7
—	19 juillet (maturité)......	12.1	14.1	13.6

Ces chiffres montrent d'une manière générale que les grains récoltés avant la maturité complète conservent une quantité d'eau hygroscopique plus grande que ceux qui sont mûrs et que, placés dans un air humide, ils absorbent plus d'eau que ces derniers. La proportion que retient le grain influe sur sa conservation de deux manières; si le grain est plus humide, non seulement il est plus sujet à s'échauffer et à se gâter sous l'influence des moisissures, mais encore sa respiration propre, rendue plus active, est une cause de déperdition des éléments carbonés. Dans les pays du Nord il arrive souvent que la maturité est incomplète; aussi les Avoines venant de la Suède ont-elles fréquemment, même après un séjour prolongé dans nos climats, une proportion d'eau qui s'élève à plus de 18 pour 100, alors que les Avoines indigènes, exposées sur les mêmes greniers, n'en retiennent que 13 ou 14 pour 100. De pareilles Avoines sont peu aptes à la conservation ; j'ai montré (1) combien elles sont sujettes à se gâter, surtout dans les silos, qui sont aujourd'hui employés sur une si grande échelle pour l'emmagasinement des grains.

(1) *Recherches sur l'Ensilage des grains* (*Annales de l'Institut agronomique*, 1881).

DEUXIÈME PARTIE

Graines oléagineuses.

Dans la première partie de ce travail, j'ai étudié les transformations que subissent les matières carbonées, dans les graines des Graminées cultivées comme céréales, pour arriver au terme de leur évolution, caractérisée par la formation abondante de l'amidon. J'ai fait voir que cette accumulation augmentait jusqu'à un certain moment de la maturité, à partir duquel les phénomènes de combustion, dont le grain est le siège, sont plus intenses que les phénomènes de l'assimilation et que, par suite, le grain perdait une partie de la substance carbonée qu'il avait emmagasinée.

J'ai fait des observations analogues sur la maturation des graines oléagineuses, notamment sur le Colza. J'ai cherché particulièrement quels sont les hydrates de carbone qui concourent à la production de la graisse, à quel moment de la maturation se fait la transformation en huile et quelle est la perte, en éléments carbonés, à partir du point où la graine en a fixé le maximum.

Les hydrates de carbone que l'on rencontre dans la graine du Colza sont les suivants :

L'amidon, que l'on voit facilement au microscope ;

Une gomme que l'on peut extraire par l'eau, d'où l'alcool la précipite ;

Du sucre de canne ;

Du sucre interverti.

Pour déterminer la nature des sucres, on a pris, à différentes époques, une certaine quantité de graines qui, après avoir été épuisée par l'éther, a été traitée par l'alcool bouillant. L'alcool ayant été chassé, on a traité par le sous-acétate de plomb la solution aqueuse des sucres et l'on a examiné au polarimètre, en même temps que l'on a déterminé par les

liqueurs cuivriques, la proportion de sucre réducteur et de sucre interversible.

Le 27 juin, on a pris des graines de Colza encore tout à fait vertes, par suite encore éloignées du point de maturité.

La liqueur obtenue par le procédé ci-dessus indiqué donnait, à la température de 17 degrés, une déviation de + 2°,58.

Elle contenait pour 100 :

Sucre réducteur	6.1
Sucre non réducteur	4.3

6,1 pour 100 de sucre interverti (pouv. rotat. — 25 degrés) auraient donné déviation	— 3°,05
4,3 pour 100 de sucre de canne (pouv. rotat. + 67 degrés) auraient donné déviation	+ 5°,66
Déviation théorique	+ 2°,71

On voit que ce dernier chiffre est extrêmement voisin de la déviation observée.

La même liqueur, après interversion, a donné une déviation, à 17 degrés de température, de — 5°,17 et contenait pour 100: 10,61 de sucre réducteur, qui, étant du sucre interverti d'un pouvoir rotatoire de — 25 degrés, aurait dû donner une déviation de — 5°,30, chiffre peu différent de celui observé.

Il est donc permis d'affirmer, d'après ces résultats, que le sucre non réducteur contenu dans la graine non mûre est du sucre de canne et le sucre réducteur qui l'accompagne du sucre interverti (sucre de fruits).

On a pris également des graines de Colza mûr qu'on a traitées de la même manière.

La liqueur observée a donné déviation + 12°,0.

Elle contenait 8,91 pour 100 de sucre non réducteur; il n'y avait pas de sucre réducteur. Le pouvoir rotatoire de ce sucre était donc de + 67°,5. Celui qui est attribué généralement au sucre de canne est de + 67 degrés. C'est donc du sucre de canne et du sucre de canne seul que contient la graine de Colza à sa maturité.

On a examiné de la même manière les graines du Pavot prises d'abord avant la maturité, puis au moment où elles étaient tout à fait mûres. On a également trouvé dans cette graine non mûre un mélange de sucre de canne et de sucre interverti, dans la graine mûre du sucre de canne seulement. La graine de Lin a donné le même résultat.

On a étendu cet examen aux siliques du Colza et on a toujours trouvé, avant la maturité, un mélange de sucre interverti et de sucre de canne ; au moment où la silique commençait à se dessécher, du sucre de canne seulement.

C'est sur le Colza qu'ont principalement porté ces recherches. On a prélevé des échantillons à sept époques différentes ; la première fois au moment où la graine est encore très petite, c'est-à-dire peu de jours après la floraison, et la dernière fois après que la maturité fut dépassée. On a fait chaque fois l'analyse séparée des graines et des siliques, pour saisir les transformations qui aboutissent à la formation de la matière grasse.

A côté de l'analyse chimique, on a cru devoir introduire un point de repère invariable, le nombre de graines, pour déterminer l'augmentation ou la diminution absolue des principes dont la proportion était intéressante à connaître.

Dans ce but, à chacune des sept prises d'échantillons, on a compté 100 graines représentant la moyenne de chaque prise et on a déterminé le poids de la matière sèche qu'elles renfermaient; ce qui permettait de rapporter les résultats de l'analyse à l'unité de graine.

Voici les résultats obtenus :

	100 graines donnent matière sèche.	Observations.
	gr.	
1re prise : 1er juin 1882.........	0.121	Graines vertes.
2e — 7 —	0.155	—
3e — 16 —	0.191	—
4e — 27 —	0.379	—
5e — 2 juillet 1882.........	0.494	Graines commençant à noircir.
6e — 7 —	0.549	Maturité complète
7e — 13 —	0.498	Maturité dépassée.

On voit combien est brusque l'augmentation de poids de la troisième à la quatrième prise. C'est à ce moment que la production de l'huile a été la plus active.

L'analyse a donné les résultats suivants pour ces différentes prises :

Pour 100.	1re prise.	2e prise.	3e prise.	4e prise.	5e prise.	6e prise.	7e prise.
Eau	80.77	79.63	74.55	58.90	42.14	11.12	6.64
Glucose	1.60	1.52	1.28	1.28	1.45	traces.	»
Sucre de canne	2.07	1.58	1.30	0.88	2.68	4.08	4.64
Amidon	3.84	3.76	3.41	2.83	1.54	1.52	1.26
Graisse	2.73	4.28	8.01	18.30	25.25	36.90	38.95
Matière azotée	3.88	4.39	10.10	9.70	11.00	17.06	21.50

Pour rendre ces résultats plus frappants, on peut les rapporter à la matière sèche et on a alors le tableau suivant :

Pour 100.	1re prise.	2e prise.	3e prise.	4e prise.	5e prise.	6e prise.	7e prise.
Glucose	8.32	7.47	5.03	3.11	2.51	traces.	»
Sucre de canne	10.76	7.77	5.11	2.14	4.63	4.59	4.97
Amidon	19.96	18.49	13.39	6.88	2.66	1.69	1.36
Graisse	14.19	21.05	31.49	44.47	43.64	41.52	41.72
Matière azotée	20.17	21.59	39.68	23.60	19.01	19.19	23.03

L'inspection de ces chiffres ne donne comme résultat frappant que la diminution graduelle de l'amidon, qui disparaît presque entièrement, celle de la glucose, dont on ne trouve aucune trace dans le grain mûr, la persistance du sucre de canne et enfin l'augmentation de la graisse. Mais, pour que ces chiffres aient toute leur signification, il faut les rapporter à l'unité de graine, point de repère d'une fixité absolue. Nous pouvons ainsi supposer qu'au lieu de prendre des poids de graines nous en avons pris toujours un nombre égal, 100 par exemple, et que nous y avons déterminé, aux différentes époques de la maturité, la proportion des substances qui nous intéressent; la différence d'une prise à l'autre représentera donc la quantité absolue des substances qui ont apparu ou disparu dans l'intervalle de ces prises.

Voici le tableau ainsi constitué :

	Poids de 100 graines sèches.	Quantités contenues dans 100 graines.				
		Glucose.	Sucre.	Amidon.	Graisse.	Matière azotée.
	milligr.	milligr.	milligr.	milligr.	milligr.	milligr.
1re prise	121	10.1	13.0	24.2	17.2	24.4
2e —	155	11.6	12.0	28.7	32.6	33.5
3e —	191	9.6	9.8	25.6	60.1	75.8
4e —	379	11.8	8.1	26.1	168.5	89.4
5e —	494	12.4	22.9	13.1	215.6	93.9
6e —	549	»	25.2	8.3	227.9	105.3
7e —	498	»	24.7	6.7	207.8	105.5

Nous voyons que la formation de la graisse procède par sauts assez brusques, pour se ralentir beaucoup au moment où la maturité complète approche; ces sauts brusques paraissent suivre les époques où une forte proportion de matière azotée a été assimilée. L'amidon et les sucres paraissent se maintenir assez constants, pendant tout le temps que la graisse se forme abondamment, comme s'ils ne concouraient pas à cette formation, ou plutôt comme s'ils étaient incessamment renouvelés. Ce n'est que lorsque la quantité d'huile est devenue à peu près stationnaire, que nous voyons l'amidon diminuer et simultanément le sucre de canne augmenter. On dirait qu'à ce moment des fonctions nouvelles s'accomplissent dans la graine.

Un point encore qui doit nous frapper, c'est la diminution de l'huile à partir d'un moment qu'on peut regarder comme celui de la maturité vraie. Là, comme dans les graines amylacées, lorsque par suite de la dessiccation des tissus, la circulation, et, par suite, l'apport vers le grain d'éléments déjà élaborés se trouvent arrêtés, le grain continue cependant à respirer et brûle ainsi une partie des éléments carbonés qu'il avait assimilés.

Il est facile de constater qu'à la dessiccation du grain, comme on le voit dans un tableau précédent, et à la dessiccation de la silique, comme on le verra plus bas, correspond l'arrêt de l'accumulation de l'huile dans le grain.

L'analyse des siliques a été faite aux mêmes époques que celle des graines; elle a donné les résultats suivants :

	1re prise. Pour 100 de matière fraîche.	sèche.	2e prise. Pour 100 de matière fraîche.	sèche.	3e prise. Pour 100 de matière fraîche.	sèche.
Eau	78.85	»	78.60	»	76.24	»
Glucose	4.06	19.20	3.91	18.27	2.81	11.83
Sucre de canne	1.22	5.77	0.75	5.30	0.64	2.69
Graisses et résines	0.71	3.36	0.63	2.94	0.58	2.44

	4e prise. Pour 100 de matière fraîche.	sèche.	5e prise. Pour 100 de matière fraîche.	sèche.	6e prise. Pour 100 de matière fraîche.	sèche.
Eau	72.38	»	72.79	»	13.33	»
Glucose	1.69	6.12	traces.	traces.	traces.	traces.
Sucre de canne	0.40	1.44	0.81	2.97	0.75	0.86
Graisses et résines	0.99	3.58	0.90	3.31	3.77	4.35

On n'a pas fait de 7e prise.

Nous remarquons dans la silique la diminution rapide de la glucose, qui disparaît en totalité, celle du sucre de canne, dont une partie persiste à la fin, et nous pouvons en conclure que ce sont les matières sucrées concentrées dans la silique qui ont fourni au grain la matière carbonée nécessaire à l'élaboration de la graisse. Cela est d'autant plus probable que la réserve des matières sucrées de la silique est très considérable, relativement aux besoins de la graine, puisque, au moment même où se fait la principale production de la graisse, le poids de la silique dépasse de beaucoup le poids des graines qu'elle renferme. Nous regardons donc la matière sucrée contenue dans la silique comme la principale source à laquelle la graine puise les éléments carbonés nécessaires à la production de la graisse.

Un autre problème se pose ici : La graisse se forme-t-elle dans la silique ou dans la graine? Nous croyons que la transformation ne se fait que dans la graine. On voit en effet que la proportion de graisse contenue dans la silique est peu considérable; elle l'est moins que ne l'indiquent les chiffres donnés plus haut, qui représentent l'ensemble de l'extrait éthéré, c'est-à-dire qui comprennent, outre la graisse proprement

dite, les substances résineuses si abondantes dans les tissus végétaux, surtout dans ceux qui sont colorés en vert.

La proportion d'extrait éthéré contenue dans la silique ne dépasse pas celle que l'on trouve généralement dans la plupart des parties similaires de toutes les plantes; la silique ne paraît donc pas intervenir directement dans la formation de la matière grasse.

Je dois encore relever ici un fait, dont j'ai déjà eu l'occasion de parler ailleurs, relatif aux hydrates de carbone : Nous voyons partout la glucose se former et disparaître très rapidement, comme si elle avait une grande aptitude à circuler et à se dépenser là où elle peut servir à une transformation ou à une combustion.

Les hydrates de carbone contenant moins d'eau, tels que l'amidon, le sucre de canne, au contraire, une fois emmagasinés, paraissent ne se prêter que très difficilement et jamais intégralement à ces transformations. Aussi, à mesure que la graine avance vers l'état de maturité complète, voyons-nous toujours l'hydrate de carbone $C^{12}H^{12}O^{12}$ disparaître et les hydrates de carbone $C^{12}H^{11}O^{11}$ et $C^{12}H^{10}O^{10}$ persister et très fréquemment se concentrer dans le grain.

SUR

LES NOYAUX DES HYMÉNOMYCÈTES

Par M. L. Kolderup ROSENVINGE.

Il y a quelques années encore, on ne savait presque rien sur les noyaux des Champignons; M. de Bary seul avait signalé, il y a près de vingt ans, un noyau dans les cellules reproductrices de quelques Ascomycètes et Basidiomycètes (1).

Les méthodes nouvelles de coloration pouvaient seules fournir de meilleurs résultats; l'hématoxyline a permis à M Fr. Schmitz de découvrir des noyaux chez beaucoup de Champignons et d'affirmer que, à l'exception des Schizomycètes, les cellules des Champignons renferment toujours un ou plusieurs noyaux (2). Pour les Basidiomycètes cependant, et pour quelques autres familles, les résultats obtenus par M. Schmitz ne sont pas absolument positifs.

Dès 1866 (3), M. de Bary signalait la présence, dans la jeune baside de quelques Basidiomycètes, d'un noyau qui échappe à l'observation lors de la formation des spores. En 1884 (4), ce savant donne à peu près les mêmes renseignements, et il ajoute : « Dans les jeunes spores qui viennent de mûrir, on observe souvent une partie centrale claire, au sujet de laquelle il serait bon de rechercher si elle est un noyau, et si elle provient du noyau de la baside (5). »

(1) De Bary, *Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten*, 1866, p. 102 et 103.

(2) Fr. Schmitz, dans les *Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn*, 4 août 1879 et 7 juin 1880.

(3) De Bary, *loc. cit.*, p. 113.

(4) De Bary, *Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze*, 1884.

(5) *Loc. cit.*, p. 68. Les parties claires, orbiculaires, mentionnées par M. de

M. Strasburger s'est occupé la même année du noyau des Agaricinées, et a publié sur ce point d'importantes observations (1). Grâce à l'hématoxyline, il a révélé l'existence de noyaux dans les cellules du pied de plusieurs *Psalliota* et *Amanita*. Les mêmes genres et les *Russula* lui ont servi à constater dans la jeune baside un seul noyau, qui se divise en deux au moment où les stérigmates commencent à se former; la division se continue jusqu'à ce que la baside contienne huit noyaux.

« Ils sont pourtant si petits, qu'ils peuvent s'insinuer en s'allongeant à travers les stérigmates; chaque spore reçoit ainsi, à une époque relativement tardive du développement, deux noyaux qui vont se placer à chacun de ses pôles. »

Je dois à la bienveillance de M. Strasburger d'avoir pu moi-même consacrer quelques mois de l'hiver 1883-84 à l'étude des noyaux des Hyménomycètes, dans son laboratoire de Bonn; le savant professeur m'a fait connaître, à cette occasion, les résultats de ses recherches avant leur publication; je suis heureux de pouvoir lui en témoigner ma vive reconnaissance.

Je me suis proposé de rechercher les noyaux dans toutes les parties des Champignons divers qui constituent la tribu des Hyménomycètes; je me suis particulièrement attaché à suivre les noyaux des basides et des spores pendant toute la durée de leur évolution.

Les déterminations spécifiques m'ont été garanties par le concours bienveillant de M. le docteur Lindblad, de Stockholm.

On peut souvent, comme l'indiquait déjà M. de Bary, observer les noyaux des basides sur le vivant. Après un séjour

Bary, correspondent souvent, mais pas toujours, aux noyaux. Ainsi, il me paraît assez douteux que les parties claires, figurées par M. de Bary dans les spores du *Corticium amorphum* (*loc. cit.*, fig. 30, *e, f*) soient bien des noyaux. Elles pourraient représenter aussi bien des gouttes d'huile ou des vacuoles. Je n'ai pas eu l'occasion d'examiner cette espèce.

(1) Strasburger, *Das botanische Practicum*. Iéna, 1884, p. 324 et 427.

dans l'alcool absolu, on peut souvent même, sans aucune coloration, distinguer ces noyaux dans les hyphes; mais pour reconnaître sûrement que ce sont bien là de vrais noyaux, il faut traiter des coupes fines des Champignons conservés dans l'alcool par des matières colorantes. Je me suis servi exclusivement de l'hématoxyline. Il faut employer une solution aqueuse très étendue. J'ai mis les coupes dans des verres de montre à demi remplis d'eau distillée, et j'ai ajouté deux ou trois gouttes d'une solution aqueuse assez concentrée d'hématoxyline. Les noyaux sont teints en bleu après deux ou trois heures au moins. Si le protoplasma, qui absorbe aussi l'hématoxyline, est trop fortement coloré, on peut le décolorer avec une solution très étendue (environ 0,2 pour 100) d'acide chlorhydrique ou d'alun de fer, mais il faut s'en servir avec beaucoup de précaution, car les noyaux se décolorent aussi facilement.

Les basides et les spores sont fréquemment si riches en huile grasse, qu'on ne peut pas observer nettement les noyaux. Dans ce cas, j'ai placé les coupes dans des liquides très réfringents (essence de girofle, créosote), pour neutraliser l'effet gênant de l'huile. Après ce traitement, j'ai mis généralement les coupes dans le baume de Canada. J'ai employé aussi comme liquide conservateur une solution alcoolique incolore de laque en écailles, qui est moins réfringente.

1. *Les noyaux des hyphes.*

J'ai trouvé des noyaux chez toutes les 35 espèces que j'ai exminées, et qui appartiennent aux sections les plus différentes des Hyménomycètes (1).

Chez beaucoup d'espèces, ils se voient très nettement après l'action de l'hématoxyline. Dans d'autres cas, ils sont plus

(1) Chez une espèce de *Corticium* seulement, à cellules très petites, je n'ai pu les observer avec certitude ; mais M. de Bary avait, dès 1866, constaté des noyaux dans une espèce voisine.

difficiles à distinguer à cause de leurs petites dimensions et de leurs contours peu distincts. Cependant, si quelquefois, en regardant une cellule particulière, on a quelque doute sur la nature de ces petits corps, on trouvera ordinairement dans d'autres cellules des noyaux plus distincts, surtout dans les basides. La comparaison témoigne souvent une telle concordance, qu'on a le droit d'identifier ces différents corps. Lorsque les noyaux sont si petits que leur grandeur ne diffère pas beaucoup de celle des microsomes ou d'autres petits corps contenus dans le protoplasma, il peut se présenter, pourtant, des cas douteux.

Une autre difficulté résulte de ce que souvent le protoplasma a presque la même réfringence que les noyaux, et qu'il se colore autant que lui sous l'action de l'hématoxyline, de sorte que les noyaux n'apparaissent pas, même après cette action. C'est pour cette raison qu'il m'a été impossible quelquefois de trouver les noyaux dans *toutes* les cellules.

Le nombre des noyaux est généralement supérieur à un dans les cellules des Champignons mûrs ou presque mûrs. Mais on peut trouver aussi des cellules qui ne contiennent qu'un seul noyau. D'autres cellules du même Champignon en contiennent alors 2, 4 ou davantage, situés à peu près au milieu de la cellule. Dans d'autres cellules encore on trouve un plus grand nombre de noyaux disséminés dans la cellule. Chez le *Clavaria vermicularis*, on trouve, surtout dans l'intérieur du Champignon, des cellules à un, d'autres à deux ou quatre noyaux; dans ce cas les noyaux forment souvent un groupe au milieu de la cellule (fig. 1, 2). Il semble qu'alors les noyaux viennent de se diviser. Probablement toutes les jeunes cellules ne contiennent, au moment où elles se divisent encore, qu'un seul noyau qui continue à se diviser quand les cellules ont cessé de le faire. Peut-être en est-il de même des autres espèces. Du moins chez quelques-unes, comme le *Cortinarius cinnamomeus*, les noyaux se comportent comme chez le *Clavaria vermicularis*.

Cette question ne peut être résolue définitivement que par

l'examen de Champignons très jeunes. Mais les cellules y sont très petites, serrées et remplies de protoplasma, de sorte que les noyaux sont fort difficiles à distinguer. Je n'ai pas eu les matériaux assez convenables pour résoudre ce problème. Mais il me semble que la présence de cellules à un noyau et la disposition des noyaux dans les autres cellules rendent très vraisemblable l'hypothèse que j'émets.

Chez toutes les espèces examinées, je n'ai vu qu'un seul noyau dans les jeunes basides.

La distribution des noyaux dans les cellules à plusieurs noyaux n'est pas si régulière que chez les Saprolégniacées et chez plusieurs familles d'Algues [Siphonocladiacées, Floridées (1)] (fig. 1 et 2). On trouve presque toujours, même dans les Champignons mûrs, des noyaux groupés par deux ou plus par suite de divisions récentes (fig. 1 et 2).

La grandeur des noyaux est assez variable; ils sont généralement très petits. J'ai trouvé les plus grands chez des espèces de *Boletus* et d'*Amanita*. Chez l'*Amanita porphyria* ils atteignent le diamètre de 5-6 μ (2), mais chez la plupart des espèces ils n'ont pas 2 μ de diamètre. Généralement les noyaux des jeunes basides sont plus grands que ceux des hyphes.

La structure des noyaux des hyphes paraît être à peu près la même que celle des noyaux des basides, qui peut varier, du reste, chez les différentes espèces, et qui va être décrite plus loin. Seulement les derniers sont souvent plus nettement limités et l'hématoxyline les colore ordinairement davantage. Quelquefois les noyaux ont un aspect vésiculeux, toute la chromatine (3) se trouvant à la périphérie (*Amanita*, *Boletus*). Un nucléole est très rare (*Amanita muscaria*). Si les noyaux

(1) Schmitz, *loc. cit.*, et *Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen*. Halle, 1879.

(2) 1μ = 0,001 millimètre.

(3) En me servant du terme de « chromatine », je ne contesterai pas les objections de M. Strasburger (*Theilungsvorgang der Zellkerne*, p. 58) contre ce mot. Je l'emploie parce qu'il est assez commode, lorsque les noyaux sont petits et leur structure peu distincte, pour désigner tout ce que l'hématoxyline colore fortement.

sont très petits, ils sont souvent très denses et réfringents (1).

La division des noyaux est très difficile à étudier à cause de leurs petites dimensions. Dans les cellules stériles, je n'ai jamais vu aucune indication d'une division « indirecte ». Autant que j'ai pu le voir, les noyaux se divisent « directement » par étranglement, ou simultanément par la formation d'une zone plus claire au plan de division. On ne voit jamais les deux noyaux-filles liés par une partie intermédiaire filiforme. Cependant toutes les divisions que j'ai observées n'étaient pas en relation avec la division des cellules. Il est possible que les divisions des noyaux s'opèrent autrement quand les cellules se divisent encore. Nous en connaissons des exemples chez les Characées et chez plusieurs Phanérogames (2), où les divisions des noyaux des cellules qui se divisent encore s'opèrent indirectement, tandis que les noyaux des cellules âgées se divisent par étranglement.

Les noyaux se trouvent dans les cellules de toutes les parties des Champignons. Je n'ai pas examiné le mycélium ordinaire, mais j'ai pu constater l'existence de noyaux dans le sclérote du *Coprinus stercorarius* (3). Les cellules en contenaient plusieurs. Puis, j'ai trouvé des noyaux dans toutes les cellules des formes moins différenciées, comme les *Clavaria*, *Thelephora*, *Craterellus*. Chez les genres plus élevés, ils se trouvaient dans le pédicelle et dans les parties différentes du chapeau, dans la trame, dans le tissu subhyménial et dans l'hyménium (4).

(1) Comparez Schmitz, *Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellsch.*, 13 juillet 1880, p. 17.

(2) Schmitz, *Zellkerne der Thallophyten* (*Sitzungsber.*, etc., 4 août 1879, p. 23).

Johow, *Untersuchungen über die Zellkerne in den Secretbehältern und Parenchymzellen der höheren Monocotylen*. Bonn, 1880. — *Die Zellkern von Chara fœtida* (*Botanische Zeitung*, 1881, nº 45).

(3) C'est à l'obligeance de M. le professeur Fr. Schmitz que je dois d'avoir pu examiner cet objet.

(4) Pendant la rédaction de ce mémoire, M. A. Weiss a publié des observations sur les vaisseaux laticifères du *Lactarius deliciosus*, qui se forment,

Quelquefois on observe une disparition normale des noyaux dans certaines cellules. Chez le *Polyporus sulphureus*, le tissu de la partie supérieure stérile de l'appareil sporifère est composé de deux éléments différents; seulement dans la partie la plus jeune, au bord du Champignon, toutes les hyphes ont la même forme et contiennent une masse très réfringente. Quelques-unes de ces hyphes gardent à peu près le même aspect, elles restent presque sans rameaux et assez riches en protoplasma. Ces cellules contiennent plusieurs noyaux. Les cellules d'autres hyphes qui courent dans la même direction que les premières poussent un nombre considérable de rameaux. Ces rameaux partent dans toutes les directions, mais à peu près perpendiculairement à l'axe de la cellule. Ils restent tous en communication avec le tube central : il n'y a pas de division cellulaire. Ces cellules contiennent aussi de nombreux noyaux qui se répartissent dans la cellule et qui sortent quelquefois dans les rameaux. A mesure que se développent ces rameaux, les cellules deviennent de plus en plus pauvres en protoplasma, et les noyaux se colorent plus faiblement par l'hématoxyline. Finalement le protoplasma et les noyaux disparaissent complètement, ils servent à la formation de la membrane, qui devient assez épaisse et réfringente, sauf à l'extrémité des rameaux (1).

Tous les éléments de l'hyménium (basides, cystides, etc.) possèdent au début un seul noyau. Dans les cystides, il se divise souvent en plusieurs.

2. *Les noyaux des basides et des spores.*

La forme des basides peut varier un peu chez les genres dif-

d'après l'auteur, par une fusion de cellules qui contiennent des noyaux (*Ueber gegliederte Milchsaftgefässe im Fruchtkörper von* Lactarius deliciosus. *Sitzungsber. der Wiener Akad.*, vol. XCI, 1885). Dans les figures, on voit presque partout *un seul* noyau au milieu de chaque cellule. Quelquefois, on observe deux ou trois noyaux au même endroit, provenant évidemment d'une nouvelle division d'un seul noyau.

(1) Ces cellules paraissent servir de réservoir d'eau.

férents des Hyménomycètes (1), mais elles se ressemblent toujours en ce que leur partie supérieure est plus ou moins élargie. Quand les basides sont jeunes, le protoplasma les remplit presque complètement; mais, quand les stérigmates commencent à se former, il s'écarte de plus en plus de la base de la baside qui est occupée par une vacuole.

Dans les jeunes basides, on trouve toujours un noyau au milieu ou un peu au-dessus du milieu de la baside. Les descendants de ce noyau deviennent les noyaux des spores. Comme cela se passe d'une manière différente chez les divers genres, je traiterai séparément des trois formes que j'ai examinées avec le plus de soin, et qui représentent sous ce rapport deux types bien distincts, reliés peut-être par des formes intermédiaires chez d'autres genres.

Chez le *Tricholoma virgatum*, les noyaux sont relativement grands et ils sont très fortement colorés par l'hématoxyline. Ils apparaissent surtout très nettement si l'on met les coupes colorées dans l'essence de girofle. A un grossissement suffisamment fort, les noyaux des jeunes basides se montrent granuleux; ils paraissent avoir une structure réticulée. Ils n'ont pas de nucléole.

Ce noyau primaire (pl. I, fig. 4) se divise en deux (fig. 7), et peu après les noyaux-filles se divisent encore en deux, de sorte que la baside contient quatre noyaux, à peu près conformes au noyau primaire, mais plus petits que lui (fig. 8-19). Il m'a été impossible de suivre le détail de ces divisions, mais deux fois j'ai observé des noyaux au moment de se diviser, qui paraissaient indiquer une division indirecte. Ils ont été figurés à un fort grossissement dans les figures 5 et 6, qui montrent des filaments nucléaires plus ou moins régulièrement contournés et distribués en deux régions opposées, entre lesquelles on distingue une partie équatoriale claire, perpendiculaire à l'axe de la baside. Dans la figure 5, on remarque une cavité nu-

(1) Comparez Heese, *Beiträge zur classification der einheimischen Agaricineen auf anatomischer Grundlage* (*Verhandlungen des botanischen Vereins d. Prov. Brandenburg*, 25 Jahrgang 1884, p. 110).

cléaire. Elle n'a pas de membrane formée de substance nucléaire. Dans la figure 6, on ne voit pas les limites entre le noyau et le protoplasma avoisinant ; le protoplasma pénètre dans la cavité nucléaire.

Pendant que la division des noyaux s'opère, les stérigmates commencent à pousser. Leur développement débute après la première division, mais avant que les divisions secondaires soient accomplies. Le nombre des stérigmates est de quatre. Souvent, il est vrai, je n'en pouvais distinguer que deux ou trois, mais comme il arrive facilement, par la préparation et les traitements différents des objets, qu'un ou deux des stérigmates sont arrachés ou recourbés et cachés par la baside, il me paraît bien probable qu'il y a toujours quatre stérigmates et quatre spores.

Quand les stérigmates ont atteint leur longueur définitive et commencé à se renfler au sommet pour former des spores, les noyaux se dirigent vers de la base des stérigmates, qui sont très étroits, surtout dans la région supérieure tandis que les noyaux sont relativement grands. Si ces noyaux doivent passer par les stérigmates, il faut que les noyaux ou les stérigmates changent de forme ; or les stades ultérieurs, qui montrent la baside sans noyaux, tandis qu'on en voit un dans chaque spore, ne laissent aucun doute sur la réalité de cette migration. Mais il n'est pas difficile non plus de trouver des noyaux en train de passer de la baside dans la spore, quand on examine des coupes minces et bien colorées des lamelles. On trouve alors que le noyau, pour passer par le stérigmate, accommode sa forme à celle du stérigmate, qu'il s'allonge beaucoup, et devient presque filiforme, sans que le stérigmate se dilate (fig. 11-14). La masse du noyau est tellement considérable relativement à celle du stérigmate, qu'on trouve souvent des stades où il remplit non seulement le stérigmate, mais où il fait saillie par ses extrémités dans la baside, ou dans la spore, ou des deux côtés en même temps (fig. 11–13). Ce changement de forme est passif, causé par la résistance de la membrane du stérigmate, car le noyau ne s'allonge pas avant

d'entrer dans le stérigmate, il en prend exactement la forme, et la partie qui est entrée dans la spore commence aussitôt à s'arrondir (fig. 11 et 14); puis, quand tout le noyau est entré, il reprend sa forme primitive (fig. 15).

Cette migration des noyaux a lieu lorsque les spores n'ont pas encore atteint leur grandeur définitive, et quand la plus grande partie du protoplasma est encore dans la baside. Il m'a semblé parfois que les noyaux sont entrés avant le protoplasma, comme paraissent le prouver les figures 12, 11, *b* et 14, *b;* mais on ne peut savoir si les spores n'ont pas été arrachées par la préparation, ce qui me semble probable dans les cas figurés dans les figures 11 et 14, où un ou deux autres stérigmates portent déjà une spore assez grande. Le faible renflement de l'extrémité du stérigmate serait alors la partie du noyau qui aurait pénétré déjà dans la spore arrachée. Quoi qu'il en soit, les noyaux entrent de bonne heure dans les spores, mais en supposant même qu'ils entrent les premiers, il est probable qu'ils sont entourés d'une couche mince de cytoplasma (1) (la couche membraneuse).

Le volume des noyaux ne paraît pas changer pendant leur migration.

Parfois, lorsque les noyaux se trouvaient à quelque distance du sommet de la baside, j'ai observé des parties faiblement colorées par l'hématoxyline, partant du côté supérieur des noyaux et dirigées vers le sommet de la baside (fig. 16). Cela paraît être l'effet d'une force qui a agi sur les noyaux dans cette direction et qui a causé une diffusion de la substance nucléaire dans le cytoplasma; c'est probablement la même force qui dirige les noyaux vers les spores et qui doit émaner du cytoplasma.

Les noyaux entrent presque simultanément dans les spores. Dans la figure 11, pourtant, il y a quelque différence. L'un (*a*) est presque entièrement entré dans la spore, l'autre (*b*)

(1) Strasburger, *Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung*, 1882, p. 4.

remplit le stérigmate, un troisième reste encore dans la baside. Dans les spores mûres, on voit facilement les grands noyaux; la membrane mince n'empêche pas la coloration par l'hématoxyline, et l'effet gênant de l'huile grasse qui se trouve abondamment dans les spores et les basides peut être supprimé par l'application de l'essence de girofle. On ne voit jamais qu'un seul noyau dans chaque spore ; une fois seulement, j'ai cru en voir deux.

Amanita vaginata et *porphyria*. — Le genre *Amanita* diffère sous plusieurs rapports de celui que nous venons d'étudier. Les deux espèces examinées donnent des résultats si conformes qu'elles peuvent être traitées ensemble.

Les jeunes basides sont plus grandes que celles du *Tricholoma;* elles sont renflées en massue et contiennent un seul noyau assez grand. Ce noyau a un tout autre aspect que chez le *Tricholoma*. Son volume est assez considérable, mais la masse de la substance nucléaire lui est inférieure. Il ressemble à une vésicule avec une paroi solide, épaissie du côté inférieur ou des deux côtés opposés. Mais cette apparence de paroi est due à la chromatine qui s'est disposée à la périphérie du noyau, tout contre la paroi du sac nucléaire, qui peut être distinguée quelquefois, quand le noyau s'est un peu contracté (fig. 17). Ce noyau contient toujours un nucléole qui est situé à peu près au centre ou qui est plus ou moins rapproché du côté inférieur, surtout quand la chromatine y est accumulée. Les cas où le nucléole paraît libre au centre du noyau semblent indiquer que la cavité intérieure du noyau n'est pas une vraie vacuole, mais qu'il contient un réseau protoplasmique hyalin, non colorable par l'hématoxyline [« nucléo-hyaloplasma » de Strasburger (1)]. Cependant je n'ai pu voir cette substance, probablement à cause de la petitesse des noyaux, qui sont en outre entourés d'un protoplasma granuleux.

Sur la division de ce noyau, je ne puis donner aucune indi-

(1) Strasburger, *Ueber den Theilungsvorgang*, etc., p. 4.

cation précise. Quelques noyaux m'ont semblé indiquer une division par étranglement (fig. 17 et fig. 20 pour la division des noyaux-filles), mais mes observations ne me permettent pas d'affirmer qu'il y a une division directe, et je l'ose d'autant moins que nous avons trouvé chez le *Tricholoma* des cas presque indubitables d'une division indirecte. Cependant je n'ai pas vu la moindre indication d'une division indirecte; tout ce que j'ai vu porte plutôt à croire à une division directe, mais il est possible que l'influence de l'alcool ait effacé quelques-unes des formes successives de la substance nucléaire.

Après cette division, les noyaux-filles se divisent encore. Ces divisions doivent s'opérer très peu de temps après la première division, car il est rare de trouver des basides à deux noyaux. Toutes ces divisions ont lieu dans le même plan, perpendiculaire à l'axe de la baside. Les quatre noyaux ont d'abord à peu près le même aspect que le noyau primaire, seulement ils sont plus petits et n'ont pas de nucléole. Ils sont vésiculeux, et la chromatine est accumulée du côté inférieur du noyau. Le protoplasma pénètre dans la cavité nucléaire, et l'accumulation de chromatine du côté inférieur de cette cavité représente alors tout le noyau, devenu plus petit, mais en même temps plus concentré (fig. 21 et 25).

A ce moment les spores commencent à se former au sommet des stérigmates, qui n'ont commencé à pousser qu'après les divisions secondaires des noyaux. Le protoplasma se retire alors de la baside, tandis que les noyaux gardent leur position ou semblent même se diriger un peu vers le bas, de sorte qu'ils se trouvent tout près du bord inférieur du protoplasma qui remplit la partie supérieure, plus épaisse, de la baside (fig. 21, 25 et 26). Les noyaux sont maintenant assez difficiles à distinguer, et ils le deviennent de plus en plus. Il faut des objets convenablement colorés, et souvent il faut aussi les traiter avec de l'essence de girofle pour pouvoir bien distinguer les noyaux des microsomes qui se colorent aussi par l'hématoxyline; car leurs dimensions se rapprochent souvent de celles des noyaux. Si l'on n'avait pas suivi le développe-

ment, on pourrait douter que les petits grains (fig. 21, *n*) fussent des noyaux. Ces difficultés m'ont empêché de suivre la destinée de ces noyaux. A ce moment, le protoplasma devient plus réfringent, ce qui rend encore plus difficile l'observation des noyaux. Ils se divisent probablement encore une fois, car les quatre spores en contiennent chacune deux. Je n'ai pu retrouver les noyaux que dans les spores presque mûres, quand elles ont atteint leur grandeur définitive, mais avant que la membrane se soit épaissie et les spores toutes remplies de protoplasma et d'huile. On trouve alors deux noyaux, situés à la périphérie de la spore et exactement opposés, l'un étant tout près de l'insertion de la spore sur le stérigmate. La figure 22 montre que ces noyaux sont extrêmement petits, et on ne peut s'étonner qu'ils aient échappé à l'observation pendant leur passage de la baside dans les spores. Dans tous les cas, il n'y a pas lieu de croire à une dissolution des noyaux, surtout après les observations que j'ai faites sur la migration des noyaux dans un autre genre, analogue, sous ce rapport, à l'*Amanita* et que nous allons étudier maintenant.

Le *Craterellus cornucopioides* se prête assez bien à ces études à cause de ses stérigmates relativement grands. Les noyaux, quoique petits, apparaissent assez nettement après la coloration par l'hématoxyline. A cause de la quantité considérable d'huile dans les basides et les spores, il faut examiner les objets dans l'essence de girofle ou un autre liquide réfringent.

Les basides sporifères s'avancent au-dessus des autres, plus jeunes ou stériles. Elles contiennent d'abord un protoplasma granuleux, riche en huile, et un seul noyau assez grand. La figure 27 représente un noyau en cet état, peu riche en chromatine, et pourvu d'un nucléole. On voit, dans la même figure, que les stérigmates commencent à pousser avant la division du noyau primaire. Dans la figure 28, on voit que ce noyau s'est divisé en même temps que les spores ont commencé à se former à l'extrémité des stérigmates. Les spores ont déjà un

pédicelle très court, qui fait angle avec le stérigmate. Le nombre des spores est ordinairement de deux sur chaque baside, mais on peut aussi en trouver trois. Nous nous occuperons dans la suite seulement des cas où il y a deux spores. Les deux noyaux que nous avons vus dans la figure 28 se divisent chacun en deux, pendant que les spores grandissent, et peu après les noyaux commencent à se diriger vers les spores. Il n'est pas difficile de les observer pendant leur passage par les stérigmates. Dans les figures 29 et 30, un ou deux des noyaux sont sur le point d'entrer dans les stérigmates. Dans la figure 31, la spore a reçu un noyau et un autre se trouve dans le stérigmate. L'autre spore est tombée, probablement par la préparation. La plus grande partie du protoplasma est entrée dans les spores. On remarquera qu'ici les noyaux sont assez petits pour passer par les stérigmates sans changer de forme. Dans la figure 32, chaque spore a reçu deux noyaux et la baside n'en a plus, mais elle contient encore un peu de protoplasma. Bientôt après, celui-ci disparaîtra lui-même pour pénétrer dans les spores, et la baside sera complètement vidée. Quelquefois seulement on peut trouver des petits granules adhérant à la membrane de la baside, mais il n'y a plus ni protoplasma ni noyaux : la baside est incapable à l'avenir de produire des spores.

Les deux noyaux des spores se rapprochent l'un de l'autre et se trouvent plus tard près du centre de la spore (fig. 33, *a*-*c*). Les spores mûres paraissent le plus souvent n'avoir qu'un seul noyau, mais, en les observant attentivement dans l'essence de girofle, on voit souvent qu'il y a, en réalité, deux noyaux qui se sont rapprochés étroitement (fig. 33, *c*). Dans d'autres cas, cependant, il m'a été impossible de distinguer plus d'un seul noyau. En regardant la même spore de divers côtés, j'ai vu invariablement un seul corps très coloré par l'hématoxyline. Il est probable que les deux noyaux se sont alors confondus ; les spores qui contiennent deux noyaux ne seraient pas tout à fait mûres. Dans tous les cas les noyaux se rapprochent l'un de l'autre jusqu'à se toucher.

Chez la plupart des autres espèces examinées, j'ai pu constater l'existence d'un ou deux noyaux dans les spores. Seulement chez quelques-unes la nature de la membrane empêchait la coloration par l'hématoxyline, ou sa couleur sombre rendait impossible l'observation des noyaux. On trouve donc toujours un ou deux noyaux dans les spores. Leur nombre est constant pour la même espèce; mais il n'en est pas toujours de même pour les genres. Ainsi chez le *Clavaria vermicularis*, les spores en contenaient deux; chez le *Cl. fragilis*, un; chez le *Collybia velutipes*, deux; chez le *C. maculata*, un. Dans les genres suivants, de chacun desquels j'ai examiné deux espèces, j'ai pourtant trouvé le nombre des noyaux constant : les *Boletus* (1) en ont deux; les *Cantharellus*, un; les *Clitocybe*, un; les *Amanita*, deux. On voit que le nombre des noyaux n'a pas d'importance systématique.

J'ai plusieurs fois observé les noyaux à leur passage dans les stérigmates. Si les noyaux sont grands, et c'est le cas surtout lorsque les spores en reçoivent chacune un seul, ils accommodent leur forme à celle des stérigmates. Ainsi chez l'*Omphalia pyxidata*, la migration des noyaux à travers les stérigmates se fait comme chez le *Tricholoma virgatum;* mais le noyau ne reprend pas sa forme primitive globuleuse, aussitôt après l'entrée dans la spore. On trouve quelquefois des noyaux récemment entrés dans les spores, en forme de filaments irrégulièrement courbés. Il semble que la substance des noyaux de l'*Omphalia* n'est pas aussi molle que chez le *Tricholoma*. Plus tard le noyau reprend sa forme globuleuse et occupe le sommet de la spore. Si les spores reçoivent chacune deux noyaux, le diamètre de ces derniers paraît être plus dense, tandis que leurs dimensions sont plus petites, de sorte qu'ils peuvent passer par les stérigmates sans modifier leur forme. Le noyau primaire de la baside de ces dernières espèces est assez grand. Il ne suffit pas, pour que les noyaux destinés aux spores

(1) Chez le *Boletus variegatus*, qui a ordinairement deux noyaux, je n'en pouvais distinguer quelquefois qu'un seul.

soient assez petits, que les noyaux primaires des basides se divisent une fois de plus que chez les espèces de l'autre type. Il faut aussi que la masse des noyaux soit plus concentrée. C'est ce que nous avons vu très nettement chez le *Craterellus cornucopioides* pendant la division des noyaux des basides.

La disposition des noyaux dans les spores est différente. S'il y a deux noyaux, ils peuvent être opposés diamétralement, l'un au sommet, l'autre à la base de la spore (*Clavaria vermicularis* (fig. 3), *Hygrophorus conicus, Stropharia æruginosa, Amanita*), ou bien ils peuvent être situés tous les deux près du milieu (*Boletus edulis* (fig. 35), *Cortinarius varius, Flammula flavida, Lepiota granulosa*). Chez le *Craterellus cornucopioides*, ils semblent se confondre. S'il y a un seul noyau, il se place souvent au sommet de la spore (*Paxillus involutus, Omphalia pyxidata*). Fréquemment pourtant il se trouve à peu près au milieu (*Cantharellus infundibuliformis* (fig. 34), *Clitocybe obsoletus*). Chez le *Cantharellus cibarius*, on le trouve souvent à la base de la spore.

RÉSUMÉ.

1° Toutes les cellules des Hyménomycètes contiennent des noyaux. Parfois, mais rarement, le protoplasma et les noyaux disparaissent dans certaines cellules (*Polyporus sulphureus*).

2° Les noyaux sont uniques ou multiples dans chaque cellule; dans les cellules des hyphes ordinaires, on trouve généralement plusieurs noyaux à l'état adulte; dans les jeunes cellules, il y en a probablement un seul, du moins chez quelques espèces. Dans les jeunes basides, il y a toujours un seul noyau.

3° On observe quelquefois un nucléole, surtout dans les noyaux des basides. Chez quelques genres, les noyaux ont une apparence vésiculeuse, la chromatine s'accumulant à la périphérie du noyau.

4° Quant au mode de division des noyaux, j'ai trouvé seule-

ment dans la baside du *Tricholoma virgatum* une indication d'une division indirecte.

5° Le noyau de la baside se divise de manière à former quatre ou huit noyaux (1). Ils sont alors en même nombre ou en nombre double de celui des spores (2 ou 4) qui se sont formées en même temps.

6° Le protoplasma et les noyaux sortent de la baside et passent dans les spores, qui reçoivent ainsi chacune un ou deux noyaux.

7° Si la spore reçoit un seul noyau, le diamètre de ce dernier peut dépasser de beaucoup celui du stérigmate. Le noyau accommode alors sa forme à celle du stérigmate, sa masse étant très molle et plastique. Si chaque spore reçoit deux noyaux, ceux-ci n'ont pas (ou ont moins) besoin de changer de forme pour passer par les stérigmates. Ils sont plus petits, non seulement parce que leur masse est répartie en deux corps, mais aussi parce que leur substance est plus concentrée.

8° Le changement de forme des noyaux pendant le passage est passif, causé par l'obstacle qu'offre la membrane du stérigmate.

9° Le processus de la formation des spores des Hyménomycètes est une forme particulière de la division cellulaire. Les deux ou quatre (rarement trois ou six) cellules-filles (les spores) se forment au dehors de la cellule-mère (la baside), dont le contenu, protoplasma et noyau, est entièrement employé à la formation des cellules-filles. Il ne reste de la cellule-mère que la paroi.

(1) Rarement il se forme six noyaux, s'il y a trois ou six (*Cantharellus cibarius*) spores.

EXPLICATION DE LA PLANCHE I.

Toutes les figures sont dessinées d'après des préparations colorées par l'hématoxyline. Le grossissement est de 580 diamètres, excepté pour les figures 6, 27, 29-31.

Fig. 1 à 3. *Clavaria vermicularis.*

Fig. 1. Cellules de l'intérieur du Champignon, contenant un à quatre noyaux.

Fig. 2. Partie d'une hyphe ramifiée. Ses noyaux sont récemment divisés ou en train de se diviser.

Fig. 3. Partie supérieure d'une baside. On voit deux stérigmates, dont l'un porte une spore à deux noyaux.

Fig. 4 à 16. *Tricholoma virgatum.*

Fig. 4. Jeune baside, le noyau encore indivis.

Fig. 5. Baside, le noyau en voie de division.

Fig. 6. Baside, le noyau en voie de division. (Gross. env. 1060, Zeiss. obj. $\frac{1}{18}$.)

Fig. 7. Baside à deux noyaux. On ne voit que deux stérigmates.

Fig. 8. Baside à quatre noyaux situés deux à deux.

Fig. 9 et 10. Basides à quatre noyaux parfaitement séparés.

Fig. 11. Sommet d'une baside. On voit trois noyaux et trois stérigmates. L'un des noyaux reste encore dans la baside ; l'autre remplit l'un des stérigmates ; le troisième est entré presque entièrement dans la spore.

Fig. 12. Partie supérieure d'une baside. Deux noyaux remplissent complètement deux stérigmates. Peut-être les jeunes spores ont été arrachées pendant la préparation.

Fig. 13. Partie supérieure d'une baside. Deux noyaux remplissent deux stérigmates et commencent à entrer dans les spores.

Fig. 14. Partie supérieure d'une baside. On voit deux noyaux. L'un est presque entièrement entré dans la spore ; l'autre commence à pénétrer dans le stérigmate.

Fig. 15. Baside avec trois spores dont chacune contient un noyau.

Fig. 16. Basides avec trois stérigmates visibles. Au-dessus des trois noyaux qui restent encore dans la baside, on aperçoit des parties faiblement colorées par l'hématoxyline et qui sont dirigées vers le sommet de la baside.

Fig. 17 à 26. *Amanita vaginata.*

Fig. 17. Trois jeunes basides. Le noyau encore indivis. En *c*, peut-être la première indication d'une division.

Fig. 18. Jeune baside sans stérigmates avec deux noyaux.

Fig. 19. Jeune baside sans stérigmates avec quatre noyaux.

Fig. 20. Baside. Les noyaux ne sont pas complètement séparés. (Essence de girofle.)

Fig. 21. Baside. Quatre petits noyaux (*n*) non vésiculeux se trouvent près du bord inférieur du protoplasma. (Essence de girofle.)

Fig. 22. Spores presque mûres. Deux noyaux. (Essence de girofle.)

Fig. 23. Jeune baside sans stérigmates. Les quatre noyaux sont situés deux par deux. (Essence de girofle.)

Fig. 24. Jeune baside. Les stérigmates commencent à pousser. Quatre noyaux en un groupe. (Essence de girofle.)

Fig. 25, *a*, *b*. Basides avec de jeunes spores. Les noyaux sont très petits, non vésiculeux; ils se sont dirigés un peu vers le bas.

Fig. 26. Baside. En *n*, on voit une masse peu distincte, représentant probablement les noyaux de la baside.

Fig. 27 à 33. *Craterellus cornucopioides.*

Tous ces dessins ont été faits après des préparations traitées par l'essence de girofle.

Fig. 27. Jeune baside avec un noyau non encore divisé. Les stérigmates commencent à pousser. (Gross. env. 1060, Zeiss. obj. $\frac{1}{18}$.)

Fig. 28. Les spores commencent à se former au bout des deux stérigmates. Le noyau de la baside vient de se diviser en deux.

Fig. 29. Les pores ont atteint leur grandeur définitive, mais la plus grande partie du protoplasma et les quatre noyaux restent encore dans la baside. L'un des noyaux est sur le point d'entrer dans l'un des stérigmates. (Gross. 860.)

Fig. 30. Même état. Deux noyaux sont en train d'entrer dans les deux stérigmates. Les spores tournent leurs pointes obliquement vers l'observateur. (Gross. env. 590, Zeiss. obj. $\frac{1}{18}$.)

Fig. 31. La spore a reçu un noyau, l'autre se trouve dans le stérigmate. La seconde spore est tombée. (Gross. env. 590, Zeiss. obj. $\frac{1}{18}$.)

Fig. 32. Chacune des deux spores a reçu deux noyaux. La baside contient encore du protoplasma.

Fig. 33. Trois spores avec deux noyaux.

Fig. 34. *Cantharellus infundibuliformis.* Spore avec un noyau.

Fig. 35. *Boletus edulis.* Spores avec deux noyaux.

Fig. 36. *Boletus variegatus.* Spores avec deux noyaux.

ÉTUDES

SUR

LES FEUILLES

DES

PLANTES AQUATIQUES

Par M. J. COSTANTIN.

Les plantes aquatiques forment dans le Règne végétal une catégorie d'êtres qui se distinguent immédiatement par un certain nombre de caractères saillants. Leur appareil végétatif est très différent de celui des plantes terrestres, et les feuilles en particulier, dont la forme frappe surtout les yeux, ont un aspect qu'on ne retrouve pas dans les autres végétaux : elles sont minces, molles, transparentes, d'un vert clair, allongées, fréquemment en rubans ou divisées en filaments déliés, capilliformes.

Il semble, au moins après un premier examen, que le milieu dans lequel vivent ces végétaux leur donne un air de famille qui pourrait souvent faire méconnaître leurs affinités véritables. Rien n'est plus frappant, par exemple, que de comparer le *Cabomba caroliniana*, plante américaine, au *Ranunculus aquatilis* de nos pays. Chez les deux plantes on trouve presque le même aspect; chacune a deux sortes de feuilles : les unes, inférieures, sont submergées et laciniées presque identiquement; les autres, supérieures, sont nageantes et limbées d'une manière semblable. Cependant la première espèce appartient aux Nymphéacées, la seconde aux Renonculacées. Cet exemple, pris au hasard, montre comment l'on peut concevoir que, dans le cours des siècles, l'action du milieu a pu s'exercer d'une manière uniforme et profonde.

Le milieu aquatique intervient-il actuellement pour modifier la forme externe, et, par conséquent, la structure interne des feuilles : telle est la question que je me suis proposé de résoudre dans ce travail. Le compte rendu de ces recherches sera divisé en deux parties, selon qu'il s'agit de la morphologie externe ou de la morphologie interne.

Examinons d'abord les modifications de la forme extérieure.

I. — MORPHOLOGIE EXTERNE.

Les plantes que nous étudierons sont très inégalement adaptées à la vie aquatique. Les unes vivent ordinairement dans l'eau, mais peuvent cependant croître à terre, sur les bords des rivières, des étangs, des lacs, où elles végètent normalement ; ce seront celles qui nous occuperont d'abord. Les autres sont ou bien franchement aériennes, ne croissant qu'accidentellement dans l'eau, ou bien aquatiques seulement par la base de leur tige; leur étude sera abordée ensuite et nous montrera dans quelles limites ces végétaux résistent au milieu ou subissent son action. Enfin, le cas particulier des plantes à feuilles nageantes ou à feuilles de deux formes fixera ensuite notre attention; la question que nous cherchons à étudier s'y révélera dans toute sa complexité, et c'est surtout cette dernière étude qui nous montrera l'intérêt que peuvent présenter ces recherches.

1° Feuilles ordinairement aquatiques.

1. *Feuilles rubanées.* — Une forme de feuille très commune parmi les plantes aquatiques est la forme *rubanée;* elle se rencontre dans la plupart des Monocotylédones qui vivent submergées. Sous l'action de ce milieu, ces feuilles s'allongent beaucoup comparativement aux feuilles semblables qui restent à l'air; on le voit, par exemple, pour les feuilles de la Sagit-

taire qui présentent cette forme de ruban. Quand cette plante pousse dans les eaux profondes, la taille des feuilles s'accroît considérablement (pl. II, fig. 35) et peut atteindre jusqu'à deux mètres de longueur. Bien que ces feuilles rubanées soient regardées comme essentiellement aquatiques, il peut cependant arriver qu'elles se développent à l'air; dans ce cas, au lieu d'être longues, molles et flexibles, elles sont courtes, fermes et dressées, tout en conservant leur forme de ruban (fig. 42).

Les feuilles du *Scirpus lacustris* peuvent se modifier d'une manière identique quand elles croissent à l'air ou dans l'eau. J'ai recueilli dans la Marne des pieds de cette plante dont les feuilles submergées avaient jusqu'à $1^m,80$ de longueur, tandis que les organes semblables de la même plante développés à l'air dans les petits bassins du Muséum atteignent à peine 15 centimètres. La même observation peut être faite sur le *Sparganium minimum*, dont j'ai recueilli des pieds aériens et des pieds aquatiques sur les bords de l'Erdre. En un mot, la même constatation est facile à faire quand une Monocotylédone aquatique présente une forme aérienne.

Il est évident que l'action du milieu aquatique s'exerce sur les plantes qui vivent toujours submergées comme sur les précédentes; cette influence se manifeste très clairement par le très grand allongement et amincissement des feuilles en ruban de Vallisnérie, de Zostère, etc.

La forme rubanée ne se rencontre pas exclusivement chez les Monocotylédones; plusieurs Dicotylédones présentent également des feuilles aplaties et non pétiolées, qui subissent aussi des modifications très frappantes dans leur longueur, suivant les conditions dans lesquelles elles végètent. L'*Hippuris vulgaris* et l'*Elatine Alsinastrum* se transforment de cette manière.

Quand on examine les pousses aquatiques de la première plante au commencement de l'année, on constate que toutes les feuilles sont longues, minces et ondulées (pl. II, fig. 2); et, comme les verticilles sont très rapprochés à l'extrémité du

bourgeon, il se produit un enchevêtrement de tous ces organes foliaires qui donne à cette pousse un aspect très spécial. Si le rhizome de la même plante végète dans un terrain desséché, il émet à l'air une tige dont les feuilles de tous les verticilles ont un autre aspect : elles sont très courtes, très épaisses, charnues même et souvent redressées (fig. 1). C'est bien à l'action du milieu aérien qu'il faut attribuer cette transformation, car, dès qu'une tige aquatique arrive à l'air, elle prend cette dernière forme; et si une tige aérienne vient à être submergée, les feuilles du bas de la tige peuvent rester courtes parce qu'elles ont achevé leur évolution, mais les feuilles nouvelles qui se développent s'allongent considérablement en rubans minces et ondulés.

2. *Feuilles capillaires*. — Avec la forme rubanée, la disposition *capillaire* est une des plus communes dans les végétaux aquatiques. Bien que les feuilles capillaires soient ordinairement regardées comme caractéristiques des parties submergées de ces plantes, du *Ranunculus aquatilis* par exemple, il ne faudrait cependant pas croire qu'elles changent complètement de forme lorsqu'elles se développent à l'air. Elles restent ramifiées, dichotomes, comme les feuilles de la Sagittaire restent rubanées. Il y a même, ainsi qu'on le verra plus loin, une fixité beaucoup plus grande dans le cas du *Ranunculus* que dans celui de la Sagittaire. Quoique les traits généraux de la forme soient semblables à l'air et dans l'eau, il y a cependant des différences appréciables entre les feuilles aériennes et aquatiques ; c'est ce que j'ai constaté en comparant quelques touffes aquatiques de *Ranunculus aquatilis* à d'autres pieds placés dans l'eau. Les feuilles se modifient, comme plusieurs auteurs (1) l'ont déjà indiqué; les dichotomies deviennent moins nombreuses à l'air et les dernières ramifications y sont incomparablement plus courtes et plus épaisses; en outre, la section transversale des laciniures,

(1) M. Askenasy (*Bot. Zeit.*, 1870) a constaté le fait expérimentalement, en faisant germer la plante; M. Mer l'a vérifié (*Bull. de la Soc. bot.*, 1880, p. 50).

qui est circulaire dans la feuille aquatique, est aplatie perpendiculairement au plan général du limbe dans la feuille aérienne.

Des expériences semblables se trouvent souvent pour ainsi dire réalisées dans la nature : j'ai pu récolter près de l'étang de Villebon des pieds de la plante précédente magnifiquement développés. Toutes les feuilles, dont le nombre est très élevé, y sont découpées et adaptées à la vie aérienne avec un léger changement, mais avec conservation des traits généraux de la forme.

Les *Myriophyllum* se modifient d'une manière très analogue. J'ai recueilli dans les marais de l'Erdre le *Myriophyllum verticillatum*, dont la partie supérieure de la tige était émergée. Les feuilles aériennes avaient un aspect très différent de celui des feuilles submergées ordinaires (pl. IV, fig. 21 et 22). Celles-ci sont, comme on le sait, pennées avec une nervure médiane mince, flexible et des barbes longues et molles; celles-là, au contraire, présentent une nervure médiane et des pennes courtes, rigides et dressées. On ne peut pas dire que c'est le voisinage des fleurs qui détermine une variation dans l'aspect, car ces feuilles sont identiques à celles que l'on observe sur les formes terrestres des espèces de ce genre. M. Schenck (1) a rencontré de pareilles formes dans les *Myriophyllum alterniflorum* et le *M. spicatum;* il constate que c'est bien au changement de milieu qu'il faut attribuer ce changement de facies, car toutes les pousses aériennes qui viennent à rentrer dans l'eau reprennent immédiatement leurs caractères aquatiques.

Un autre exemple met en évidence l'action du milieu aquatique d'une manière aussi frappante. Les feuilles aériennes de l'*Œnanthe Phellandrium* sont composées et très découpées, comme celles de la plupart des Ombellifères; mais leur structure reste ferme et leur teinte est vert foncé. Les feuilles aquatiques sont au contraire très minces, d'un vert pâle; les sim-

(1) *Die Biologie der Wasser-Gewächse*, 1885, Leipzig., p. 22.

ples dentelures des feuilles précédentes deviennent des découpures profondes et les dents des filaments fins et étroits (pl. IV, fig. 28 et 29).

3. *Feuilles à limbe large et mince.* — Un autre type ordinaire de feuilles aquatiques est celui dans lequel le limbe est large et mince. Les feuilles submergées du *Nuphar luteum*, qui ont été autrefois décrites par Lamarck, en offrent un bon exemple.

Ces feuilles, qu'on observe souvent à l'extérieur du groupe central des feuilles nageantes, sont d'une faible épaisseur et d'une transparence remarquable ; leur coloration est d'un vert très clair, et leur faible consistance les laisse onduler mollement dans l'eau. A ce type de feuilles se rattachent celles du *Potamogeton lucens*.

L'amincissement du limbe, que l'on observe dans les deux plantes qui précèdent, semble marquer un des premiers stades de l'adaptation des feuilles au milieu aquatique; un des derniers stades serait représenté dans les Dicotylédones par les feuilles laciniées, et dans les Monocotylédones par celles de l'*Ouvirandra fenestralis*, ainsi qu'on va le voir.

4. *Cas intermédiaires.* — L'étude de quelques Podostémacées semble justifier les vues précédentes. On peut assister, en comparant les formes de feuilles de quelques espèces de cette étrange famille, aux transformations successives qui conduisent d'une feuille limbée entière à une feuille divisée capillaire. Si l'on examine, par exemple, une feuille du *Mourera fluviatilis* (pl. V, fig. 32), on constate que l'adaptation est plus avancée d'un degré que chez le *Nuphar luteum*. En effet, comme pour cette dernière espèce, le limbe de cette Podostémacée des fleuves de la Guyane anglaise est mince, transparent et non perforé au centre; par contre il est découpé à la périphérie comme si on avait enlevé tout le tissu qui se trouve autour des nervures extrêmes. Dans le *Mourera Wedelliana*, les entailles atteignent le centre de la feuille, en laissant cependant, de part et d'autre des nervures, des lames de tissus qui sont les derniers restes du limbe. Enfin, dans

le *Rhyncholace varians*, on peut observer sur des échantillons toutes les transitions entre ce dernier stade et la forme capillaire (pl. III, fig. 16 et 17).

Les *Ouvirandra* offrent parmi les Monocotylédones, comme les plantes précédentes parmi les Dicotylédones, des états intermédiaires entre le stade qui est caractérisé par l'existence entière du limbe et celui où le limbe manque complètement. En effet, les feuilles de plusieurs espèces d'*Ouvirandra* possèdent à l'extrémité d'un pétiole un limbe ovalaire très mince et transparent. L'*Ouvirandra fenestralis* offre quelquefois la même organisation, mais le plus souvent toute la partie mince de la feuille disparaît et il ne reste plus que les nervures, qui forment alors un quadrillage régulier et élégant (pl. III, fig. 18 et 19).

En somme, l'action du milieu aquatique se révèle, dans les premiers exemples, par l'allongement et l'amincissement du limbe des feuilles rubanées et par une laciniation plus accusée des feuilles découpées. La submersion modifie donc le sens du développement de feuilles; l'activité de la plante, qui, à l'air, est employée à épaissir la feuille et à accroître sa consistance, est consacrée dans l'eau à l'extension du même organe, soit dans toutes les directions d'un plan (*Nuphar*), soit dans plusieurs directions (*Ranunculus aquatilis*), soit dans une seule (*Sagittaria*). Cette extension exagérée se produit au détriment de l'épaississement du limbe; ce dernier, d'abord très mince, peut disparaître même complètement dans certains cas.

2° Feuilles ordinairement aériennes.

On a déjà réussi à cultiver quelques plantes aériennes dans l'eau; M. Lewakoffski (1) a fait pousser dans ce liquide une branche de *Rubus fruticosus*, et il a constaté que les jeunes

(1) *Influence du milieu sur la forme des plantes* (*Mém. de l'Acad. de Kazan*, en russe, 1873, n° 6, analysé dans le *Botanischer Jahresbericht*, 1873, t. I, p. 594).

pousses qui se produisent dans ce nouveau milieu portent des feuilles beaucoup plus petites que les feuilles ordinaires.

J'ai pu me convaincre sur d'autres espèces qu'une pareille transformation se produit souvent.

C'est ainsi que l'action du milieu aquatique se manifeste sur le *Medicago minima*.

Un pied de cette plante, naturellement aérienne, fut maintenu sous l'eau pendant qu'une touffe de la même provenance était laissée à l'air; au moment de l'immersion, les feuilles étaient déjà bien développées. On constate, après un séjour de trois mois sous l'eau, que les feuilles aquatiques sont restées beaucoup plus petites que les feuilles aériennes, il semble qu'elles aient été arrêtées dans leur développement par l'immersion. La plante était cependant toujours bien vivante, même dans le milieu aqueux, et l'on voyait perler des bulles gazeuses à la surface des feuill es de la plante immergée.

Le *Lysimachia Nummularia* fut également soumis à l'expérience dans les mêmes conditions. Une touffe qui a crû à l'air est divisée en deux lots; un premier est placé dans le premier milieu, un second est mis dans un bassin d'eau. Les feuilles restent d'abord pendant plusieurs mois dans ce milieu aquatique sans modification appréciable, sinon que leur développement semble arrêté; plus tard seulement, l'influence des conditions nouvelles de vie se manifeste par la production de feuilles plus petites, d'un vert plus clair et moins épaisses.

Les mêmes transformations se produisent dans le *Nasturtium officinale;* les feuilles submergées de cette plante ont un limbe moins élargi, moins épais, d'une couleur plus claire que les feuilles qui parviennent au-dessus de la surface de l'eau.

Chez le *Nasturtium amphibium*, on voit fréquemment pousser dans l'eau des bourgeons qui s'épanouissent en un certain nombre de feuilles petites, composées d'un pétiole et d'un limbe non découpé, comme cela arrive le plus souvent dans les feuilles aériennes. Le milieu aquatique contribue donc à réduire considérablement le limb e de la feuille et à en arrêter la différenciation.

Une expérience faite sur le *Marsilia quadrifolia* conduit au même résultat. Deux lots sont isolés dans une touffe qui a commencé à se développer à l'air et dont les feuilles sont encore très petites, le premier est placé à l'air, le second dans l'eau. Comme on l'a constaté dans les exemples précédents, les feuilles maintenues dans le milieu aquatique restent plus petites que celles qui croissent à l'air. Ainsi la longueur et la largeur d'une foliole aquatique sont de 6 millimètres, tandis qu'une feuille aérienne comparable mesure 10 millimètres de longueur sur 8 millimètres de large. Le développement du pétiole est inverse; le pétiole aérien est plus court que le pétiole aquatique, le premier est long de 11 centimètres, le second de 15.

L'immersion d'une plante dans l'eau détermine donc un arrêt dans le développement du limbe, tandis que le pétiole s'accroît d'une manière appréciable. Lorsque l'action s'exerce plus profondément, le limbe devient beaucoup plus mince et plus transparent que dans les feuilles aériennes.

On vient de voir, dans tout ce qui précède, aussi bien pour les plantes aquatiques que pour les plantes aériennes qui sont plongées dans l'eau, que les végétaux peuvent s'adapter à ce nouveau mode de vie plus ou moins complètement. Quelques faits observés par différents auteurs ou que j'ai pu constater également semblent contredire ces résultats ; il est donc indispensable de les examiner maintenant.

Le *Nuphar* a des feuilles submergées pellucides ; or ces feuilles ne sauraient nager, même quand la longueur du pétiole rend la chose possible ; elles doivent rester dans l'eau, et, si accidentellement elles sont maintenues à l'air, elles s'y dessèchent (1). La même plante possède des feuilles coriaces adaptées à la vie aérienne ; aussi voit-on souvent leur pétiole atteindre jusqu'à 4 mètres de longueur (2) pour que le limbe vienne s'étaler à la surface du liquide ; si, par hasard, ces

(1) Royer, *Flore de la Côte-d'Or*, Nymphéacées.
(2) Mer, *Bull. de la Soc. bot.*, 1878, p. 89.

feuilles aériennes se trouvent maintenues sous l'eau, elles s'infiltrent et pourrissent (1).

Je n'ai pas eu l'occasion de vérifier les faits précédents, mais j'ai pu constater qu'une extrémité d'une longue feuille de *Vallisneria spiralis* qui est mise à l'air s'y dessèche rapidement. M. Mer a observé un fait semblable sur des feuilles de *Littorella lacustris*, dont la pointe se dessèche lorsqu'elle se trouve maintenue à l'air (2). M. Askenasy (3), en immergeant dans l'eau des feuilles aériennes de *Ranunculus aquatilis*, a remarqué de même qu'elles se détruisent.

Il semble donc résulter de ce qui vient d'être dit, qu'une feuille submergée ne peut s'adapter à la vie aérienne et inversement. M. Royer en conclut, au moins pour le *Nuphar*, que « dès le principe et en dehors de l'influence des milieux, les feuilles naissent ou coriaces ou pellucides ; avec une nature et une destination différentes ».

Il ne faudrait cependant pas se hâter de généraliser l'énoncé précédent, car cette non-adaptation est due simplement à ce que la feuille est arrivée à l'état adulte. Diverses expériences justifient cette opinion. M. Askenasy (4), ayant plongé dans l'eau un pied aérien de *Ranunculus aquatilis*, les feuilles aériennes adultes moururent, car l'adaptation ne put se faire, mais les mêmes organes encore en voie de développement se modifièrent ; aussi observa-t-il, sur deux ou trois feuilles, des stades de transition entre la forme aérienne et la forme aquatique. Un pied aérien d'*Hippuris*, ayant déjà fleuri, que j'ai immergé, m'a permis de faire une constatation semblable. Ici les feuilles adultes ne tombent pas, mais restent sans modifications, tandis que les jeunes feuilles du bourgeon terminal s'adaptent à la vie aquatique.

Tout ce qui a été dit d'ailleurs dans les paragraphes qui précèdent, montre que les feuilles désignées ordinairement

(1) Mer, *loc. cit.*
(2) *Bull. de la Soc. bot.*, 1880, p. 195.
(3) *Bot. Zeit.*, 1870.
(4) *Loc. cit.*

sous le nom d'aquatiques peuvent prendre leur accroissement à l'air. C'est ce que l'on a vu pour les feuilles découpées du *Ranunculus aquatilis*, pour les feuilles rubanées de la Sagittaire, etc. Inversement, j'ai pu constater à plusieurs reprises que des feuilles en flèche de cette dernière plante peuvent croître sous l'eau; elles y prennent une forme allongée intermédiaire entre le ruban et la flèche, qui indique très nettement qu'il y a eu adaptation au milieu aquatique (pl. V, fig. 36).

M. Royer a observé de même des feuilles linéaires de *Callitriche* à l'air, bien que cette forme appartienne d'ordinaire à des organes aquatiques. Inversement, des feuilles à limbe de la même espèce croissent souvent dans l'eau, mais elles s'adaptent à ce nouveau milieu et changent un peu de forme, car leur limbe est moins élargi et la séparation entre le pétiole et le limbe est moins nette.

Ainsi donc, dans ces derniers cas, bien que le limbe des feuilles de *Callitriche* persiste, ou bien que les auricules des feuilles de Sagittaire (pl. V, fig. 36) se discernent encore, on ne peut pas dire, comme M. Royer, que la forme de la feuille est « à peine influencée » par le milieu aquatique. Il est certain que la forme limbée se retrouve dans un cas et la forme de flèche dans l'autre, mais l'action du milieu aquatique n'en est pas moins profonde.

En somme, il faut distinguer les feuilles en voie de développement et les feuilles adultes : lorsqu'une feuille est en voie de développement, son adaptation à un milieu différent se produit, tandis qu'une feuille qui a achevé son évolution dans un milieu meurt plus ou moins rapidement si elle est placée dans un autre.

3° Feuilles nageantes et feuilles différenciées.

D'après ce qui précède, le milieu aquatique et le milieu aérien peuvent modifier la forme des feuilles à un degré plus ou moins élevé. Lorsqu'une plante possède deux sortes de

feuilles, les unes ordinairement aériennes, les autres ordinairement aquatiques, les milieux interviennent-ils pour hâter ou pour retarder la production des feuilles de la première forme ? Ont-ils une action quelconque sur le développement des feuilles de la seconde? Ces questions, que nous allons nous poser maintenant, vont nous conduire à montrer que l'existence de deux sortes de feuilles est très commune dans les plantes aquatiques, même dans le cas où ce dimorphisme n'a pas été reconnu ; à examiner quelle est l'action du milieu aquatique sur les deux sortes de feuilles et quelle est l'action du milieu aérien; enfin, à étudier comment s'opère la différenciation dans l'eau des feuilles destinées à devenir aériennes quand la base de la plante est aquatique.

1. *Feuilles de deux sortes.* — On a signalé depuis longtemps, dans un assez grand nombre de cas, l'existence de deux sortes de feuilles dans les plantes aquatiques ; ces exemples sont plus nombreux qu'on ne le pense et il est vraisemblable qu'une observation plus attentive permettrait d'en signaler un grand nombre d'autres ; on trouvera plus loin des preuves de cette assertion.

Lamarck a signalé depuis longtemps l'existence de deux sortes de feuilles dans les Nymphéacées, les feuilles submergées et les feuilles nageantes. Les premières, molles et transparentes, sont d'un vert clair; elles se développent d'abord et le plus souvent en petit nombre (1-3 dans le *Nymphæa alba*); elles se détruisent, d'après M. Royer (1), au printemps, dans le *N. alba*, tandis qu'elles persistent souvent jusqu'à l'été dans le *Nuphar luteum*. Les feuilles nageantes apparaissent ensuite, leur couleur est plus sombre, leur consistance plus ferme, ce sont elles qu'on observe le plus souvent, car elles couvrent la surface des étangs et masquent ordinairement les premières feuilles. J'ai pu constater également l'existence de feuilles dissemblables par leur station et leur fermeté dans le *Nymphæa rubra*.

(1) *Flore de la Côte-d'Or*.

La forme des deux genres de feuilles est à peu près la même dans les espèces précédentes; la consistance et la transparence seules ont varié. Les différences sont plus profondes dans la Sagittaire, car les feuilles submergées sont rubanées et les feuilles aériennes en flèche. Les feuilles externes d'une touffe d'*Alisma Plantago* qui croît dans les eaux peu profondes présentent de même la disposition en ruban, tandis que les feuilles internes se différencient en un pétiole et un limbe qui vient flotter à la surface de l'eau (pl. III, fig. 13). L'*Alisma natans* possède, outre les feuilles précédentes, des organes foliaires sur toute la longueur de la tige qui, flottant sur l'eau, sont également composés d'un pétiole et d'un limbe (pl. III, fig. 15). Dans le *Ranunculus aquatilis*, la différenciation se manifeste plus haut sur la tige, toutes les feuilles aquatiques sont laciniées, et les aériennes sont limbées. Il en est de même pour les *Callitriche;* les rosettes aériennes sont formées de feuilles pétiolées, à limbe élargi, tandis que les nœuds aquatiques présentent des organes foliaires très différents, rubanés, sans limbe et échancrés à l'extrémité.

On pourrait multiplier les exemples connus, mais il est plus intéressant d'en indiquer qui, à ma connaissance, n'ont pas été signalés, tels que les suivants. J'ai observé dans les petits bassins du jardin botanique du Muséum des rosettes de *Stratiotes aloides* dont les feuilles externes, développées les premières, restent dans l'eau, elles sont molles et transparentes, tandis que les feuilles centrales qui sortent de l'eau sont fermes, rigides et opaques. Comme dans les Nymphéacées, la forme de ces organes est la même, la consistance et la transparence sont seules différentes.

Il existe aussi deux sortes de feuilles dans l'*Hippuris vulgaris*, sur l'étude desquelles nous reviendrons plus loin ; il est inutile d'insister pour le moment sur cet exemple complexe, il suffit de l'indiquer.

Après avoir signalé l'existence de deux sortes de feuilles, il faut maintenant examiner comment agit le milieu aquatique sur les organes de chaque forme.

2. *Action du milieu aquatique, eaux profondes.* — Si la Sagittaire se développe dans une eau profonde, elle ne produit que des feuilles rubanées ; il est vrai que, dans ce cas, elle demeure stérile ; aussi a-t-elle été autrefois confondue avec une Vallisnérie (*Vallisneria bulbosa* Poiret). On peut observer alors que le nombre des feuilles rubanées est beaucoup plus élevé que lorsque la plante croît à l'air, sur le bord de l'eau. Il semble donc que, dans ces conditions de développement, il y a substitution de la forme rubanée à la forme sagittée.

Le *Ranunculus aquatilis* se comporte tout à fait de même quand il se trouve dans une station profondément submergée. Il se produit une variété *capillaceus* Thuillier, dans laquelle les feuilles limbées disparaissent complètement (c'est la variété *submersus* de Grenier et Godron). On la retrouve avec le même caractère tiré de la disparition des feuilles entières dans le *R. tripartitus*, le *R. hololeucos* et le *R. Baudotii*.

Dans la Sagittaire, la forme *vallisneriifolia* Cosson et Germ. n'a été observée qu'à l'état stérile ; il n'en est pas de même pour l'*Alisma Plantago*. La forme *graminifolia* de cette espèce, qui se développe dans les eaux profondes, présente de longues feuilles rubanées, à la place des feuilles limbées élargies de la forme ordinaire ; il peut arriver, comme le montre la figure 12, planche III, que la plante fructifie, même quand elle ne possède que des feuilles de cette sorte.

Le milieu aquatique paraît donc agir, non seulement en empêchant les feuilles différenciées de se produire, mais en multipliant le nombre des feuilles de la forme submergée.

3. *Action du milieu aérien.* — Supposons maintenant qu'une Sagittaire se développe sur le bord de l'eau presque à l'air, de manière que ses feuilles émergent du liquide. Il se produit alors, entre les feuilles rubanées et les feuilles sagittées, une série d'intermédiaires qui ne se retrouvent pas en général dans les pieds véritablement aquatiques ; on observe d'abord des feuilles élargies en spatule (fig. 43, pl. VI), puis il se forme ensuite un limbe net, dont la base commence à s'enrouler vers le haut, bien que sa surface soit encore dans le

même plan que le pétiole (fig. 44); enfin le limbe se coude sur le pétiole (fig. 45), et au stade suivant, la flèche est nettement différenciée. Ces transformations indiquent que le milieu aérien accélère la différenciation de la deuxième catégorie de feuilles.

Les résultats sont encore plus probants dans le cas de l'*Alisma Plantago*. Les premières feuilles de la germination aquatique de cette espèce sont rubanées, tandis que celles de la germination aérienne s'élargissent presque immédiatement en limbe. La comparaison du pied de la forme *graminifolia*, dont il a été question plus haut (fig. 12), aux pieds aériens ordinaires de cette même espèce, conduit également à une conclusion semblable, mais encore plus nette; le premier n'a que des feuilles rubanées, les seconds n'ont que des feuilles à limbe très large, comme celui qui est représenté sur la figure 14 (pl. III).

Dans ce cas, il y a évidemment substitution d'une forme de feuille à une autre.

Le milieu aérien agit donc en hâtant la production des feuilles différenciées dans leur forme.

4. *Différenciation des feuilles dans l'eau.* — Cherchons maintenant à savoir dans quelles conditions et à quelle époque se différencient les feuilles aériennes sur des pieds qui végètent dans des eaux de moyenne profondeur.

Si l'on examine une feuille de *Nuphar* qui deviendra nageante, alors qu'elle est encore dans le bourgeon, on voit qu'elle est déjà ferme et mérite le nom de coriace. Elle s'est donc différenciée en dehors de l'action du milieu.

Dans cet exemple, la consistance peut paraître un caractère insuffisant quand la feuille est très jeune; dans la Sagittaire, la différenciation est plus facilement discernable, car elle se traduit non seulement dans la consistance, mais aussi dans la forme. Une feuille en flèche de cette Alismacée a déjà son aspect définitif avant de sortir de l'eau; de chaque côté les prolongements du limbe s'enroulent de manière que la face supérieure soit en dedans (fig. 46). L'apparition de ces auricules

a lieu de très bonne heure, et j'ai pu en observer sur des feuilles ayant de 2 à 3 millimètres de longueur.

Il en est de même pour le *Ranunculus aquatilis;* on a signalé (1), et pour ma part j'ai pu les observer à plusieurs reprises, des feuilles limbées submergées de cette plante. En particulier, ayant maintenu sous l'eau un pied de cette espèce, je vis apparaître des limbes submergés au sommet des branches; les pétioles qui les portaient s'allongèrent ensuite beaucoup, pour que les feuilles pussent arriver à la surface de l'eau. J'ai vu dans quelques cas cinq ou six semblables organes au-dessous du niveau du liquide; la seule différence à signaler entre ces feuilles submergées et les mêmes organes qui nagent sur l'eau est une inégalité très grande dans la taille.

La figure 15 (pl. III, *fc*) montre pour l'*Alisma natans* une différenciation manifeste des feuilles nageantes dans l'eau.

Les divers exemples précédents mettent en lumière ce fait, que les feuilles destinées à devenir aériennes se différencient dans le bourgeon. Voyons maintenant quelle est l'influence de conditions extérieures sur cette différenciation.

1° Les saisons, d'abord, exercent une action sur elles. M. Royer (2) l'a montré pour les Nymphéacées; j'ai vérifié, en suivant le développement d'un pied de *Nuphar luteum* qui végète dans le bassin de l'École normale, les remarques du précédent auteur. Il se forme d'abord plusieurs feuilles pellucides pendant l'hiver et le printemps; lorsque l'été arrive, les feuilles coriaces apparaissent et leur formation a lieu pendant toute la période de végétation active; au mois de décembre, les feuilles coriaces sont tombées et une feuille pellucide nouvelle apparaît. Cette dernière observation montre donc bien qu'il y a un lien entre l'apparition des feuilles différenciées et la période de grande végétation.

2° La profondeur de l'eau a également une influence sur cette différenciation. Si l'on examine, par exemple, les divers

(1) Mer, *Bull. de la Soc. bot.*, 1882, p. 85.

(2) *Flore de la Côte-d'Or.*

pieds de Sagittaire situés dans l'eau à des profondeurs de plus en plus grandes, on voit le nombre des feuilles submergées s'élever de plus en plus. Dans un bassin de l'École normale, de 60 centimètres de profondeur, j'ai observé des touffes de cette plante dans lesquelles il n'y a que six feuilles en ruban. Dans les eaux plus profondes, j'ai compté jusqu'à quatorze feuilles de cette même forme. Enfin, chez les individus situés très profondément dans l'eau, et qui forment ce que l'on a appelé la variété *vallisneriifolia*, il peut se produire une vingtaine de feuilles rubanées. Ces exemples montrent inversement que l'apparition plus ou moins rapide des feuilles en flèches dépend de la profondeur; et, quand la plante végète à une grande distance du niveau du liquide, il faut qu'elle multiplie beaucoup le nombre de ces feuilles submergées avant de différencier les feuilles en flèche dès le bourgeon. Il est à remarquer que, dans ce cas, on ne retrouve pas d'intermédiaires entre la forme en ruban et la forme en flèche; tous les stades de transition signalés pour la même espèce quand elle développe ses feuilles en ruban à l'air sont supprimés; il y a donc une accélération dans le développement, très intéressante à signaler.

3° Une élévation brusque du niveau de l'eau peut produire des effets analogues aux précédents. Un pied de Sagittaire se développe dans l'eau, et la plante produit une feuille en flèche. Si alors, et avant l'arrivée de cette feuille à la surface de l'eau, une crue se produit, la feuille en flèche s'adapte au milieu aquatique et devient sagittée rubanée (fig. 37, pl. V); mais en même temps les feuilles suivantes, qui auraient dû être en flèche dans le cours normal de la végétation, sont spatulées (fig. 40). Il y a eu régression dans le développement.

4° Toute action qui enlève à la plante une partie de sa vigueur produit le même résultat. Quelques pieds d'*Alisma Plantago* ont produit des feuilles différenciées analogues à celles de la figure 13, *fa* (pl. III), qui venaient s'étaler à la surface de l'eau; ces individus se développaient dans le canal

de Charenton, et c'est à cet état que je les ai observés dans une première excursion. Toutes les feuilles ayant été coupées plus tard pour le nettoyage du canal, les feuilles rubanées réapparurent. Une expérience semblable, faite sur la même espèce dans le laboratoire en coupant les feuilles déjà développées, m'a conduit à un résultat semblable indiquant un retour vers les états antérieurs par lesquels la plante a passé.

D'autres fois, une régression analogue dans le développement se produit après la floraison. M. Schenck (1) a constaté que les Renoncules batraciennes, qui ont donné des feuilles nageantes au moment de la formation des fleurs (2), peuvent alors produire des feuilles laciniées, si leur extrémité vient à replonger dans l'eau. J'ai fait cette même remarque à la fin d'une expérience sur le *Ranunculus aquatilis.* Au moment de la floraison, j'ai vu la partie supérieure d'un pied aquatique de cette plante se détacher et venir nager librement à la surface de l'eau. L'activité que peut alors déployer ce fragment de la plante, ainsi détaché pour former des feuilles nouvelles, se trouve ralentie d'abord par suite de sa séparation, ensuite en raison de la production des graines dans les fleurs. C'est à cet instant que les feuilles laciniées commencent à réapparaître, et que l'on peut observer la laciniation d'une partie des feuilles limbées quand elles plongent partiellement dans l'eau (pl. II, fig. 8 et 9).

En somme, on peut résumer ce qui vient d'être dit de la manière suivante :

1° Si un végétal a toujours été profondément submergé, les feuilles différenciées n'apparaissent pas; mais l'activité ralentie de la plante peut être encore assez grande pour continuer à multiplier le nombre des feuilles submergées. C'est

(1) *Die Biologie der Wasser-Gewächse*, 1885, p. 26.

(2) L'apparition des fleurs et celle des feuilles nageantes ne sont cependant pas indissolublement unies, car j'ai vu souvent des pédoncules floraux naître à l'aisselle de feuilles découpées.

en ce sens que le milieu aquatique intervient pour modifier le facies de ces organes.

2° Si une plante pousse à l'air, l'apparition de feuilles différenciées a lieu beaucoup plus tôt; le milieu aérien agit donc en accélérant la différenciation des feuilles.

3° Il n'est cependant pas nécessaire que la plante vienne à l'air pour que les feuilles nageantes, ou d'une manière plus générale les feuilles différenciées, apparaissent; elles ont déjà leur forme quand elles sont dans le bourgeon.

Si l'on immerge une de ces plantes différenciées, de manière qu'elle ne puisse jamais atteindre le milieu aérien, il apparaîtra encore des feuilles différenciées qui resteront dans l'eau; ce n'est qu'à la longue, après des saisons successives, que les plantes ne produiront plus définitivement que des feuilles non différenciées.

Guidé par les conclusions précédentes, je puis maintenant aborder l'examen d'un cas difficile à comprendre, d'abord mais qui, maintenant, peut être plus facilement interprété.

Hippuris vulgaris. — J'ai décrit plus haut les tiges et feuilles de l'*Hippuris* qui commencent à apparaître au printemps; elles ont l'aspect d'organes ayant subi profondément l'action du milieu aquatique. Cette affirmation est d'ailleurs justifiée par deux observations qui ont été indiquées précédemment, car le changement d'aspect est aussi frappant lorsqu'une tige aquatique arrive à l'air que lorsqu'une tige aérienne est immergée dans l'eau. Il est donc incontestable que chaque milieu intervient pour modifier la forme des feuilles de cette plante.

Pendant tout le printemps, les nouvelles tiges émises par un même rhizome présentent le même aspect d'organes aquatiques, en particulier les feuilles demeurent minces et transparentes; un peu plus tard, un certain nombre de ces tiges aquatiques arrivent à l'air et s'y transforment, comme on sait.

Quand vient l'été, les phénomènes se passent différemment; les nouvelles pousses qui apparaissent dans l'eau n'ont plus le facies des pousses submergées précédentes; les feuilles sont courtes, un peu épaisses, presque comme si elles avaient poussé à l'air.

Ce fait curieux se rattache à ceux qui ont été exposés plus haut. A la reprise de la végétation, les feuilles du jeune bourgeon ne se différencient pas, elles se développent lentement et subissent l'action de l'eau très profondément. Plus tard, par suite de la multiplication des pousses produites par le rhizome et de l'apparition d'un certain nombre d'entre elles à l'air, l'activité de la plante devient assez grande pour former des bourgeons dont toutes les feuilles sont déjà différenciées avant d'être au contact de l'eau.

Quand l'hiver arrive, les différentes tiges se détruisent, et il se produit des tiges nouvelles sur lesquelles on n'observe que de longues feuilles adaptées au milieu aquatique.

Les pousses successives de la plante actuelle sont tout à fait comparables aux feuilles successives du *Nuphar;* les pousses du printemps de la première sont adaptées au milieu aquatique comme les feuilles pellucides de la seconde; de même, les pousses différenciées de l'été, chez l'*Hippuris*, sont comparables aux feuilles coriaces du *Nuphar*. Dans un cas comme dans l'autre, la différenciation est liée à l'activité générale de la plante; elle ne se produit plus pendant l'hiver. La seule différence entre le cas actuel et ceux exposés précédemment tient à ce que l'activité générale de la plante se manifeste dans une pousse distincte des premières, au lieu de s'exercer dans un seul et même bourgeon.

Cette observation nouvelle permet donc de généraliser les résultats premiers, en montrant qu'après l'apparition de plusieurs tiges à l'air, la différenciation peut se produire même dans les bourgeons les plus éloignés de ceux qui sont arrivés dans ce dernier milieu.

Conclusions. — Il résulte de l'ensemble des recherches

qui viennent d'être exposées, les conséquences suivantes :

1° Une feuille adulte qui passe du milieu aquatique au milieu aérien, et inversement, ne supporte pas, en général, ce changement de milieu; mais une feuille en voie de développement peut s'y adapter très rapidement.

Dans ce dernier cas, les milieux aquatique et aérien interviennent *immédiatement* pour modifier la consistance, la coloration et les dimensions des feuilles non adultes.

Le milieu nouveau ne modifie cependant pas les traits généraux de la forme; et en général les feuilles ordinairement submergées peuvent se développer à l'air sans prendre l'aspect des feuilles ordinairement aériennes. Dans quelques cas cependant (*Alisma*, etc.), l'action du milieu se fait sentir immédiatement par le changement de forme des feuilles.

2° Le plus souvent, le milieu agit d'une manière *non immédiate*. Le passage de la plante de l'air dans l'eau et inversement détermine un changement dans le développement des feuilles du bourgeon. Dans les eaux très profondes, il ne se produit que des formes non différenciées; à l'air, ce sont, au contraire, les feuilles différenciées qui tendent seules à se produire.

Si une de ces plantes différenciées est plongée dans l'eau, il y a un retour vers la forme non différenciée, qui est plus ou moins complet suivant la profondeur de l'eau, et qui se manifeste plus ou moins tôt suivant l'espèce.

II. — MORPHOLOGIE INTERNE.

L'aspect extérieur d'une plante ne peut évidemment pas être modifié sans que sa structure interne se transforme ; les modifications qui viennent d'être étudiées conduisent donc à rechercher les changements anatomiques qui leur correspondent.

Cette étude comprendra plusieurs parties, suivant qu'il s'agira d'examiner les variations de l'épiderme ou celles du

mésophylle. Au milieu des éléments constituants de la première assise, les stomates mériteront surtout de fixer notre attention. De très nombreux auteurs se sont déjà occupés de leur répartition : Brongniart, MM. Duchartre, Sicard, Weiss, Askenasy, Borodine, Lewakoffski, Reichardt, Hildebrandt, Schenck et surtout M. Mer ont eu l'occasion de signaler un grand nombre de faits instructifs sur lesquels je reviendrai dans le cours de ce chapitre. Leurs résultats semblent peu concordants et méritent d'être examinés de nouveau dans un travail d'ensemble ; cette discordance entre les expériences et observations m'a conduit à entreprendre les recherches présentes. La complexité des résultats dus à l'observation avait amené plusieurs auteurs à méconnaître, à nier l'action du milieu aquatique ; je suis arrivé à une conclusion différente, en tenant cependant compte des nombreuses anomalies signalées pendant ces dernières années.

L'histoire des autres éléments de l'épiderme et des autres tissus de la feuille sera beaucoup plus courte ; les auteurs qui se sont occupés de cette dernière question sont bien moins nombreux et les renseignements qu'ils ont fournis sont très souvent insuffisants ; la modification principale des palissades n'a été pour ainsi dire signalée que par hasard, sauf bien nettement par M. Schenck pour un exemple. Ce chapitre nouveau de mon travail se divisera en trois parties :

I. — Influence du milieu sur les stomates ;

II. — Influence du milieu sur les autres éléments de l'épiderme ;

III. — Influence du milieu sur le mésophylle.

I. — Influence du milieu aquatique sur les stomates.

Brongniart (1), en étudiant les feuilles submergées du *Potamogeton lucens*, avait été frappé de l'absence de stomates

(1) *Nouvelles recherches sur la structure de l'épiderme* (*Annal. des sc. nat.*, 2e série, I, 1834).

sur ces feuilles ; selon cet auteur, l'épiderme manque dans ce cas, et le parenchyme chlorophyllien, ordinairement sous-jacent, se trouve à découvert sans autre protection que la mince couche cuticulaire. Le milieu aquatique aurait donc fait disparaître complètement l'épiderme. L'examen d'un grand nombre de feuilles submergées dans nos eaux douces (1), l'étude des Phanérogames vivant dans la mer semblaient conduire à des conclusions analogues. M. Sicard (2), dans un travail de revision sur la question précédente, fut conduit à un résultat semblable, sauf sur un point ; le contact de l'eau entraîne bien, selon lui, d'une manière générale la disparition des stomates, mais il ne faut pas en conclure que l'épiderme n'existe pas. Je me restreindrai pour le moment à la discussion du premier résultat.

Le nombre des espèces étudiées par les précédents auteurs était peu élevé ; aussi la remarque de Brongniart perdit-elle de son importance quand les observations de MM. Duchartre (3), Askenasy (4), Borodine (5), Lewakoffski (6), Mer (7),

(1) M. Chatin a constaté l'absence de stomates sur les feuilles submergées de l'*Alisma Plantago* v. *graminifolia* et de la Sagittaire (*Anatomie comparée des végétaux aquatiques*, Alismacées) et dans bien d'autres plantes.

(2) *Observations sur quelques épidermes végétaux* (Thèse présentée à la Faculté des sciences de Paris, 1874).

(3) M. Duchartre a le premier révélé la présence de stomates à la face inférieure des feuilles nageantes de l'*Hydrocharis morsus-ranæ* et du *Limnocharis Humboldtii*. La présence de stomates sur les feuilles de la Jacinthe, dans l'expérience de la Jacinthe renversée plongeant dans l'eau, paraissait également au même auteur une objection à la remarque de Brongniart.

(4) M. Askenasy a constaté qu'en plongeant le *Ranunculus aquatilis* dans l'eau, les deux ou trois premières feuilles qui se forment ont des stomates à l'extrémité des laciniures (*Bot. Zeit.*, 1870, p. 192).

(5) M. Borodine a observé la présence de stomates à l'extrémité des feuilles aquatiques d'un certain nombre de plantes : *Callitriche autumnalis*, etc. (*Bot. Zeit.*, 1870, p. 840).

(6) Sur le *Rubus fruticosus* (*loc. cit.*).

(7) M. Mer a fait des constatations analogues sur les *Callitriche*, *Littorella* et *Subularia aquatica*. Cette dernière plante, qui vit complètement submergée depuis des siècles (d'après l'auteur) dans le lac de Longemer, présente cependant toujours des stomates (*Bull. de la Soc. Bot.*, 1885, p. 88).

Schenck (1) eurent établi que les stomates existent très fréquemment sur les feuilles en contact avec l'eau.

Il semble donc que les stomates peuvent exister ou manquer indifféremment sur les feuilles des végétaux aquatiques. Ce ne serait donc pas au séjour dans l'eau qu'il faudrait attribuer la structure des organes submergés, mais à d'autres causes. M. Mer en particulier signale quelques-unes d'entre elles : hérédité, nutrition, lumière. Selon cet auteur, si l'on peut dire que le milieu aquatique agit sur les feuilles, c'est parce que l'intensité lumineuse est plus faible dans l'eau qu'à l'air, la source éclairante étant la même.

Il est évident que ces causes interviennent pour modifier une plante qui se développe dans l'eau, mais peut-on attribuer à une d'entre elles, à la lumière par exemple, la disparition complète des stomates signalée sur les feuilles submergées? Je ne le crois pas, car jamais on n'a signalé jusqu'ici de feuilles aériennes de variété *umbrosa* absolument dépourvues de stomates.

Il est indispensable, avant d'analyser les causes qui interviennent dans un phénomène complexe, de connaître les résultats dus à leurs actions concourantes. Ce qui importe surtout actuellement, c'est de rechercher si le milieu a une influence sur la production des stomates. Les observations isolées faites sur des feuilles non comparables ne peuvent donner de solution ; la méthode expérimentale seule permet de donner une réponse à la précédente question. Or cette méthode a été peu employée ; et, quand par hasard elle a donné un résultat, on n'a attribué à la solution qu'elle indiquait qu'une valeur scientifique égale à celle fournie par les observations souvent les plus superficielles.

La première question à résoudre est de savoir si une feuille qui se développe dans l'eau a autant de stomates que celle qui croît à l'air. Ce problème doit être posé aussi bien pour les plantes aériennes que pour les plantes aquatiques, aussi bien

(1) *Berichte der deutschen bot. Gesell.*, 1884, p. 481.

pour les feuilles nageantes que pour les feuilles submergées. Cette première partie sera divisée en quatre cas, suivant le degré croissant de complexité de structure des feuilles de ces plantes, qui se développent dans l'eau ou à sa surface :

1° Feuilles sans stomates ;

2° Feuilles n'ayant de stomates qu'à la face supérieure ;

3° Feuilles ayant beaucoup plus de stomates à la face supérieure qu'à la face inférieure ;

4° Feuilles ayant de nombreux stomates à la face inférieure.

1° *Feuilles sans stomates.* — Les feuilles sans stomates, c'est-à-dire celles où les stomates ont disparu complètement ou presque complètement, telles que les feuilles submergées des végétaux ordinairement aquatiques, fournissent des preuves très nettes de l'influence du milieu sur la production des stomates.

Les stomates manquent, en effet, sur les feuilles minces et rubanées des pousses submergées de l'*Hippuris* qui apparaissent au printemps ; lorsque ces tiges arrivent à l'air, les feuilles changent d'aspect et les stomates apparaissent (pl. II, fig. 3, *st*). Inversement, si l'on plonge sous l'eau une pousse aérienne ayant déjà produit des fleurs, la branche continuant à croître à son extrémité donne bientôt naissance à des feuilles nouvelles qui ont l'aspect et les caractères anatomiques (pas des stomates) des feuilles aquatiques premières (fig. 4).

M. Askenasy (1) a fait une expérience semblable sur le *Ranunculus aquatilis ;* cet auteur a constaté que les stomates disparaissent des laciniures des feuilles aquatiques, tandis qu'ils sont très nombreux sur les feuilles semblablement divisées mais aériennes. Il peut arriver, lorsqu'on plonge une pousse aérienne dans l'eau, que sur les premiers organes foliaires développés dans ce liquide quelques stomates demeurent visibles, à l'extrémité des laciniures d'abord et ensuite sur

(1) *Bot. Zeit.*, 1870.

le pétiole; cette organisation est due à une différenciation primordiale en rapport avec la vie aérienne antérieure. Le fait important à retenir, même dans ce dernier cas, est la diminution très appréciable du nombre des stomates, puis bientôt leur disparition.

On a admis tacitement pendant longtemps (1) que la structure d'une feuille est invariable pendant la durée d'une expérience, que l'organisation de l'épiderme est liée à une forme de feuille déterminée. Ce qui vient d'être dit prouve qu'il n'en est rien. La Sagittaire permet de faire une constatation analogue. Tout le monde sait que les feuilles rubanées de la Sagittaire sont dépourvues de stomates, tandis que les feuilles en flèche en présentent un grand nombre. Si le milieu n'avait aucune influence sur la production des stomates, jamais on n'en verrait apparaître sur les feuilles rubanées. Or, quand les organes de cette dernière forme se développent à l'air, ils se couvrent de stomates. On voit donc bien que la structure est modifiable avec le milieu.

L'étude des feuilles filiformes du *Potamogeton natans* conduit à une semblable conclusion. On sait que ces feuilles, qui se développent dans les eaux rapides et profondes et qui peuvent atteindre dans ces conditions jusqu'à 40 centimètres de longueur (2), sont dépourvues de stomates (3). J'ai eu l'occasion de faire développer à l'air de pareilles feuilles dans le laboratoire, elles sont beaucoup plus courtes et ressemblent alors tout à fait au pétiole des feuilles nageantes ordinaires, aplaties à leur face supérieure et arrondies à leur extrémité (pl. III, fig. 20); dans ces nouvelles conditions de développement, elles présentent de nombreux stomates sur toute leur surface.

(1) Cette opinion résulte plus ou moins clairement des travaux de mensuration de stomates; elle a été formulée nettement par N. Weiss qui a dit expressément que les milieux (eau, air, terre, soleil) n'ont pas d'influence sur la répartition des stomates (*Unters. über die Zahlen Grossenverhæltnisse der Spaltöffnungen. Pringheim's Jahrb. f. w. Bot.*, IV, 1865-1866).

(2) Royer, *Flore de la Côte-d'Or*, II, 1883.

(3) Mer, *Bull. de la Soc. bot.*, 1883.

Les feuilles aériennes du *Myriophyllum verticillatum* et du *M. spicatum* sont également couvertes de stomates, tandis qu'il n'y en a point sur les feuilles aquatiques. M. Borodine a cependant signalé la présence de quelques-uns de ces petits appareils à l'extrémité des dents; c'est un cas de transition analogue à celui qui a été signalé à propos des *Batrachium*. Le point important à signaler pour l'instant, c'est que les feuilles aériennes sont pourvues de très nombreux stomates, tandis que les feuilles aquatiques semblables en sont totalement ou presque totalement dépourvues.

On regarde souvent l'*Hottonia palustris* comme une plante essentiellement aquatique flottant dans l'eau sans racines; il peut cependant arriver que la plante se développe accidentellement à l'air (1); j'ai même eu l'occasion d'étudier une germination (2) de cette espèce qui avait grandi dans ce dernier milieu. Les petites plantules ainsi produites présentaient des feuilles couvertes de stomates qu'on ne retrouve pas sur les organes submergés de cette plante. Cet exemple montre que le nombre des espèces exclusivement aquatiques est peut-être bien moins élevé qu'on ne pense; une recherche attentive permettrait vraisemblablement d'établir, dans un grand nombre de cas, l'existence de formes terrestres qui n'ont pas encore été signalées.

Dans toutes les espèces qui viennent d'être étudiées, l'action des milieux aquatique et aérien se manifeste sur des pieds et des feuilles distinctes; une même feuille peut offrir des variations analogues, quand elle a une partie submergée et une région émergée. C'est ce qu'on observe dans le *Stratiotes aloides*. Un certain nombre de feuilles externes d'une touffe de cette plante qui pousse dans un petit bassin de l'École de botanique du Muséum sont submergées; aussi

(1) M. Askenasy (*Bot. Zeit.*, 1870, p. 236) a mentionné l'existence d'une forme terrestre de cette plante dont l'épiderme est couvert de stomates.

(2) C'est M. Verlot, jardinier en chef du jardin botanique du Muséum, qui m'a procuré ces échantillons; qu'il me soit permis de l'en remercier.

n'ont-elles pas de stomates. Quelques autres sortent de l'eau; immédiatement les stomates y apparaissent. Le phénomène est très net et il suffit que la pointe de la feuille sorte de l'eau pour que l'organisation de l'épiderme change brusquement.

Je pourrais multiplier les exemples qui permettent d'arriver à la même conclusion. Quand les feuilles de *Scirpus lacustris*, de *Sparganium minimum*, etc., croissent dans l'eau, elles n'ont pas d'appareils stomatifères; lorsqu'elles croissent à l'air, elles en sont couvertes.

L'étude des feuilles submergées d'un grand nombre de plantes aquatiques montre d'ailleurs que ces organes sont dépourvus de stomates. C'est ce que l'on sait pour l'*Aldrovandia vesiculosa* (1), les *Utricularia*, les *Ceratophyllum*, le *Trapa natans*. A propos de cette dernière plante, je crois devoir signaler une erreur qui se trouve répétée dans un grand nombre de livres. Malgré les recherches déjà anciennes cependant de M. Barnéoud (2), on persiste à enseigner que les feuilles aériennes de cette plante sont entières et les feuilles submergées laciniées. Il n'en est rien; un examen, même superficiel, permet de se convaincre que les prétendues feuilles laciniées sont des racines vertes, nées au-dessous des feuilles qui, en tombant, ont laissé une cicatrice très nette. M. Van Tieghem a d'ailleurs montré, dans son Cours de 1883, sur l'Anatomie comparée des familles végétales que ces fausses feuilles laciniées ont la structure de racines. M. Barnéoud, qui a suivi le développement du *Trapa* à partir de la graine, a montré par des figures très nettes que les feuilles submergées sont sessiles, transparentes, dentelées, extrêmement minces. Il s'est en outre assuré qu'elles n'ont pas de stomates et subissent, comme on l'a vu jusqu'ici, l'action du milieu aquatique.

Un résultat principal ressort de l'examen des plantes précédentes, c'est la différence complète qui existe entre les deux structures de l'épiderme des feuilles qui poussent à l'air et dans l'eau. En outre, plusieurs exemples (*Ranunculus*

(1) M. Caspary, *Bot. Zeit.*, 1859, nº 13, p. 117.
(2) *Annales des sc. nat.*, *Bot.*, 1848, t. IX, p. 222.

aquatilis, *Myriophyllum*, *Stratiotes*, etc.) prouvent que l'adaptation de ces plantes au milieu aérien ou aquatique est presque immédiate; si l'on plonge une plante aérienne dans l'eau, les stades intermédiaires entre les deux structures sont franchis avec une très grande rapidité; si une plante aquatique arrive à l'air, le changement est plus brusque encore, on peut presque dire qu'il se manifeste instantanément. Changement complet de structure et adaptation presque immédiate caractérisent donc les plantes qui viennent d'être étudiées.

L'action du milieu s'exerce fréquemment d'une manière moins complète, et il arrive souvent qu'elle se traduit seulement par la disparition totale des stomates à la face inférieure; c'est ce que l'on observe dans les feuilles nageantes.

2° *Feuilles aquatiques n'ayant de stomates qu'à la face supérieure.* — Il y a longtemps que A. de Jussieu a dit que la structure des feuilles nageantes est un exemple frappant de l'action du milieu aquatique, car ces feuilles ne présentent pas de stomates à leur face inférieure. M. Duchartre le premier signala deux exceptions à la loi précédente; en effet, les feuilles nageantes du *Limnocharis Humboldtii* et celles de l'*Hydrocharis morsus-ranæ* ont des stomates à leur face inférieure.

L'étude des plantes à feuilles nageantes mérite donc d'être reprise; mais, avant d'examiner le problème dans toute sa complexité, il est nécessaire d'établir d'une manière précise que c'est bien le milieu aquatique qui détermine la répartition si curieuse des stomates sur ces feuilles. Ce point a été établi par deux expériences de M. Hildebrandt (1) que j'ai cru devoir répéter, car on a paru en méconnaître la portée (2).

M. Hildebrandt, ayant récolté des pieds aériens de *Polygonum amphibium* et de *Marsilia quadrifolia*, les plongea dans

(1) *Bot. Zeit.*, 1870, n° 1. *Ueber die Schwimmblätter von Marsilia und einigen anderen amphibischen Pflanzen.*

(2) *Bull. de la Soc. bot.*, 1885, p. 88.

l'eau; les anciennes feuilles tombèrent et les nouvelles feuilles qui se formèrent devinrent nageantes. Elles méritaient cette dernière dénomination, non seulement par leur situation à la surface de l'eau, mais aussi par leur structure; tandis que les feuilles aériennes premières avaient des stomates sur les deux faces, les feuilles nageantes n'en avaient plus qu'à la face supérieure.

Malgré la netteté des expériences précédentes, on a cru devoir leur donner une interprétation différente de celle qui ressort naturellement des faits (1); les résultats de M. Hildebrandt s'expliqueraient, non par l'action du milieu, mais par l'hérédité.

J'ai répété différemment l'expérience précédente, de manière que cette objection ne puisse plus être formulée. Un rhizome de *Polygonum amphibium* est séparé en deux parties : l'une est plongée au fond de l'eau, l'autre est placée en terre et la tige se développe à l'air. Le premier pied, qui croît dans l'eau, produit des feuilles nageantes qui en ont les caractères anatomiques; le second pied, qui se développe dans l'air, possède des feuilles aériennes avec des stomates sur les deux faces. Il est évident que, pour les deux pieds qui proviennent d'un même individu originel, si l'hérédité intervient, ce sera pour donner aux feuilles dans les deux cas la même structure. Or il n'en est rien, car l'organisation de ces organes est très différente; il est évident que si l'on avait forcé la première pousse à végéter à l'air et la seconde dans l'eau, la structure aurait été inverse de ce qu'elle est. C'est le milieu seul qui intervient donc pour modifier la répartition des stomates.

Une autre remarque justifie entièrement ce qui précède. J'ai observé, outre le stade signalé par M. Hildebrandt, des états intermédiaires très instructifs. J'ai plongé dans l'eau des pieds de *Marsilia quadrifolia* dont les feuilles avaient commencé à croître à l'air; elles étaient très petites avant l'immersion, elles grandirent sous l'eau et vinrent bientôt

(1) Remarque de M. Mer sur cette question (*Bull. de la Soc. bot.*, 1885, p. 88).

nager à la surface du liquide. Ces feuilles, qui avaient parcouru les premiers stades de leur développement alors qu'elles étaient dans l'air, avaient acquis dans ce milieu des caractères aériens et on y observait des stomates à la face inférieure comme à la face supérieure. Quand elles ont changé de milieu, une modification très sensible a eu lieu dans leur évolution et les stomates sont devenus incomparablement plus nombreux à la face supérieure qu'à la face inférieure. Le milieu aquatique ne fait pas disparaître les appareils qui existent déjà avant l'immersion, il en modifie simplement la répartition. Le *Polygonum amphibium* m'a présenté les mêmes intermédiaires, qui peuvent conduire aux mêmes conclusions.

Dans les expériences précédentes, j'ai comparé les feuilles aériennes aux feuilles nageantes; pour compléter l'étude de la question, il est nécessaire maintenant d'examiner comparativement la structure des feuilles nageantes et celle des feuilles submergées. Les Nymphéacées fournissent d'utiles renseignements sur cette question; les feuilles pellucides submergées de ces plantes n'ont pas de stomates, ni sur la face supérieure ni sur la face inférieure, tandis que les feuilles coriaces n'en ont qu'à la face supérieure. J'ai constaté ce changement de structure aussi bien chez le *Nuphar luteum* que chez le *Nymphœa rubra*.

Les recherches de M. Barnéoud ont établi de même que le *Trapa natans* (1) offre une organisation identique; les feuilles nageantes n'ont de stomates qu'à la face supérieure, les feuilles submergées n'en ont pas du tout.

On peut se demander maintenant ce qui adviendrait d'une plante à feuilles nageantes dans laquelle ces derniers organes ne pourraient arriver à la surface de l'eau. Un pareil exemple a déjà été étudié par M. Mer dans le *Potamogeton rufescens* (2). En ce cas, le nombre des stomates diminue beau-

(1) *Loc. cit.*
(2) *Bull. Soc. bot.*, 1882, p. 82.

coup sur les feuilles supérieures de la plante; il y en a encore quelques-uns à la face supérieure. Je reviendrai plus loin sur ce fait; il n'y a à retenir pour le moment qu'un résultat, c'est que le nombre des stomates a considérablement diminué.

L'exemple cité par M. Mer est particulièrement intéressant, car il montre qu'une plante qui vit dans les eaux profondes peut paraître avoir perdu ses feuilles nageantes, au moins quand on ne tient compte que des caractères extérieurs. L'étude de la structure de l'épiderme permet de montrer que cette absence de feuilles nageantes n'est qu'apparente; il y a, à la partie supérieure de la tige, des feuilles qui deviendraient nageantes si le niveau de l'eau s'abaissait. C'est ce que M. Mer a observé en 1881, lorsque, par suite de l'abaissement du niveau de l'eau, les feuilles précédentes ont pu arriver à la surface du liquide.

L'exemple précédent, dans lequel une feuille aquatique submergée présente des stomates à la face supérieure, peut nous servir de transition vers le cas dans lequel une feuille submergée présente des stomates sur ses deux faces, mais plus à la face supérieure qu'à la face inférieure; c'est celui que je vais examiner maintenant.

3° *Feuilles aquatiques ayant beaucoup plus de stomates à la face supérieure qu'à la face inférieure.* — Les stades de passage qui viennent d'être signalés plus haut entre les feuilles submergées et les feuilles nageantes existent entre ces dernières et les feuilles aériennes. Très souvent les feuilles nageantes représentent un état tout à fait transitoire entre les feuilles plongées dans l'eau et les feuilles dressées dans l'air. Il arrive fréquemment dans ce cas que l'organisation de la feuille nageante indique déjà qu'elle va devenir aérienne; elle présente quelques stomates à sa face inférieure, qui est en contact avec l'eau.

M. Reinhardt (1) a constaté en étudiant la Sagittaire que

(1) *Einige Mittheilungen über die Entwickelung der Spaltöffnungen bei den Pflanzen* (en russe, analysé dans *Just's Botanischer Jahresbericht*, 1879).

la première feuille cordée nageante n'a de stomates qu'à la face supérieure. Sur les feuilles nageantes qui viennent ensuite nager sur l'eau, quelques stomates apparaissent à la face inférieure; en même temps, le nombre de ces petits organites sur la face exposée à l'air diminue ; il semble qu'il y ait là une sorte de compensation. Les phénomènes ne se passent pas toujours aussi régulièrement que l'indique M. Reinhardt, et il arrive fréquemment que la première feuille nageante présente des stomates à sa face inférieure. D'ailleurs, quelle que soit la structure de la feuille nageante, si la plante se développe à l'air, la multiplication des stomates devient très appréciable; c'est ainsi que dans une feuille cordée aérienne les stomates sont tout de suite très nombreux à la face inférieure.

L'*Alisma Plantago* fournit des preuves encore plus nettes de la variabilité de structure de l'épiderme sous l'influence du milieu. Cette espèce est presque aérienne, le plus souvent elle n'est aquatique que par la base de sa tige et de ses feuilles. Aussi, ayant fait germer deux lots de graines de cette plante, l'un dans l'eau, l'autre dans l'air, j'ai constaté dans les deux cas la présence de stomates sur les feuilles. L'influence du milieu aérien n'en est pourtant pas moins manifeste.

On peut compter six feuilles aquatiques dans le premier cas et six feuilles aériennes dans le second. Sur la deuxième feuille de la germination dans l'eau, il n'y a de stomates qu'à la face supérieure et en très petit nombre; la troisième feuille, qui est spatulée, n'en possède pas non plus à la face inférieure; la cinquième feuille, qui a un limbe très distinct, a beaucoup de stomates à la face supérieure et un très petit nombre à la face inférieure. Sur la germination aérienne, l'organisation de l'épiderme est très différente; déjà sur la troisième feuille les stomates existent à la face inférieure, et sur la cinquième ils deviennent très nombreux sur cette même face. L'effet du milieu aérien est donc de multiplier d'une manière très sensible les stomates sur la face inférieure des feuilles.

Ce qui vient d'être dit de la structure des feuilles issues d'une germination de l'*Alisma Plantago* permet de comprendre l'organisation de ces mêmes organes dans la forme *graminifolia* qui, au milieu d'une touffe de feuilles rubanées, possède quelques feuilles limbées nageantes. Sur les feuilles rubanées, il y a quelques rares stomates; ces stomates existaient dans la germination, leur rareté extrême montre que le milieu aquatique a empêché la formation de nouveaux organites semblables. Sur les feuilles limbées nageantes, il existe toujours quelques rares stomates à la face inférieure, en relation avec le développement aérien de la graine; mais à la face supérieure de cette feuille nageante, ils sont incomparablement plus nombreux.

Enfin sur les feuilles des formes aériennes, c'est-à-dire des pieds qui ne plongent dans l'eau que par leur base, les stomates deviennent extrêmement nombreux, aussi bien à la face inférieure qu'à la face supérieure.

L'existence de feuilles nageantes peut donc être normale, comme dans la Sagittaire, ou tout à fait accidentelle, comme dans le Plantain d'eau, sans qu'il en résulte de différence dans l'organisation de l'épiderme; ces feuilles ne présentent que quelques stomates à leur face inférieure. L'action du milieu aquatique ne se traduit dans ce cas que par la réduction du nombre des stomates sur cette face.

Les différences qui existent entre les nombres des stomates répartis sur les deux faces des feuilles sont quelquefois très saisissantes. J'ai examiné les deux espèces signalées autrefois par M. Duchartre comme ayant des stomates à leur face inférieure; or, sur les échantillons que j'ai étudiés, on pourrait presque dire qu'il n'y a de stomates qu'à la face supérieure de ces feuilles. En effet, tandis que le nombre des stomates s'élève peut-être à plusieurs centaines de mille sur la face en contact avec l'air du *Limnocharis Humboldtii*, il n'y en a qu'une vingtaine sur la surface en contact avec l'eau. Ces derniers stomates sont groupés à l'extrémité terminale de la nervure médiane, de sorte qu'il n'y a pas un seul de ces appa-

reils sur toute la surface de la feuille, sauf sur une étendue de quelques millimètres carrés. Les feuilles d'*Hydrocharis morsus-ranæ*, provenant de deux localités différentes (1), m'ont présenté une organisation absolument semblable. Or il semble, d'après ce que dit M. Duchartre, que les stomates y sont répartis sur toute la surface de la feuille; ce résultat n'a rien que de très vraisemblable, étant donnée la variabilité de structure de l'épiderme dont nous avons eu déjà tant d'exemples.

Les *Villarsia ovata* et *V. nymphoides* offrent d'ailleurs des exemples de telles variations. Sur quelques échantillons, les stomates sont localisés à l'extrémité de la feuille, sur la face au contact de l'eau; sur d'autres échantillons, ces appareils sont plus nombreux et disséminés sur toute la surface inférieure.

Les feuilles nageantes du *Potamogeton natans* présentent des modifications identiques; comme chez les Nymphéacées, les stomates de la face supérieure sont innombrables; ils sont extrêmement rares sur l'autre face, et y manquent même quelquefois sur des régions très étendues; ces stomates sont en général groupés au voisinage de la nervure médiane. Cette espèce pousse rarement dans les endroits desséchés; j'ai pu cependant récolter un certain nombre de feuilles aériennes de cette plante sur les bords de l'étang de Villebon; sur ces feuilles aériennes, les stomates de la face inférieure sont devenus beaucoup plus nombreux; on peut en voir une dizaine dans un champ où précédemment on n'en voyait qu'un. Cette expérience réalisée par la nature conduit toujours à la même conclusion, qu'il y a accroissement du nombre des stomates sur la face inférieure quand la feuille se développe à l'air.

La présence des stomates sur les feuilles nageantes n'est donc pas une anomalie et une exception, et chez un certain nombre d'autres espèces j'ai pu observer une pareille organi-

(1) Jardin botanique du Muséum, Erdre.

sation : *Damasonium stellatum*, *Alisma natans*, *Ranunculus aquatilis*, etc.

L'étude actuelle nous montre ainsi que fréquemment l'état nageant n'est qu'un stade rapidement franchi entre l'état submergé et l'état aérien; la structure aérienne s'annonce fréquemment sur l'épiderme inférieur par l'apparition de quelques stomates, avant même que la feuille ait cessé de nager. Ces stomates de la face inférieure restent toujours extrêmement peu nombreux, et c'est ainsi que se traduit l'action du milieu; ce qui le prouve, c'est que leur nombre s'accroît tout de suite beaucoup dès que la feuille croît complètement à l'air. L'examen des cas précédents nous conduit à étudier celui où l'action du milieu aquatique est encore moins profonde et dans lequel les stomates deviennent nombreux à la face inférieure.

4° *Feuilles ayant beaucoup de stomates à la face inférieure.* — Toutes les espèces étudiées jusqu'ici sont toujours aquatiques normalement, à des degrés divers, il est vrai, et c'est ce qui explique la diversité d'action de l'eau. Il est intéressant d'examiner maintenant comment se comportent les feuilles ordinairement aériennes quand on les oblige à croître dans l'eau.

J'ai fait pousser à l'air et dans l'eau de jeunes pousses d'*Epilobium hirsutum* que j'avais récoltées à Orsay au commencement de l'année. Les pieds aériens qui furent immergés avaient déjà un décimètre de longueur; ils continuèrent à croître dans l'eau, et au bout de plusieurs mois il s'était produit un certain nombre de jeunes feuilles de forme réellement aquatique. L'épiderme de ces dernières est très différent de celui des feuilles dont la croissance s'est faite à l'air; sur les premières, les stomates deviennent plus abondants à la face supérieure, tandis que sur les secondes les stomates sont accumulés surtout à la face inférieure, la page supérieure n'en présentant qu'un petit nombre (1). Là encore l'action du milieu aquatique

(1) En même temps que je maintenais un plant dans l'eau à la lumière, un

s'exerce dans le même sens, le nombre des stomates tend à s'accroître à la face supérieure des feuilles aquatiques.

Ce même résultat peut encore se manifester par la diminution du nombre des stomates à la face inférieure. C'est ce que j'ai observé en comparant les feuilles aériennes aux feuilles aquatiques du *Nasturtium officinale;* dans les deux cas, il y a beaucoup de stomates à la face supérieure, mais, dans le premier, les stomates de la face inférieure sont très nombreux, tandis qu'ils sont beaucoup plus éloignés, presque rares dans le second.

Une pareille conclusion ressort également de l'expérience faite par M. Lewakoffski (1) sur le *Rubus* et par M. Schenck sur le *Cardamine pratensis* (2); le rapport du nombre des stomates de la face supérieure à celui de la face inférieure est plus grand dans l'eau qu'à l'air. C'est-à-dire, en faisant abstraction de la variation de taille des feuilles quand elles poussent dans l'eau, le nombre des stomates s'accroît à la face supérieure ou diminue à la face inférieure, ou les deux choses se produisent à la fois dans les feuilles aquatiques.

En résumé, on vient de voir par l'exposé qui précède que quand on compare une feuille aérienne à une feuille semblable ayant poussé dans l'eau pendant le même temps, la répartition des stomates n'est pas la même. Les différences à signaler entre les épidermes de ces deux sortes de feuilles sont d'ailleurs plus ou moins profondes. Quand il s'agit de feuilles de plantes aquatiques, la disparition des stomates peut être complète ou presque complète, car ils sont nombreux sur les feuilles aériennes. Quand il s'agit de feuilles nageantes, les stomates se massent uniquement ou presque uniquement

second fut soustrait, dans ce même milieu aquatique, à l'action de l'agent lumineux. La tendance qui s'est manifestée sur les feuilles aquatiques à la lumière devient plus nette encore; les stomates, qui existaient déjà en petit nombre sur la face supérieure des feuilles aquatiques à la lumière, sont extrêmement nombreux sur la même face des feuilles aquatiques maintenues à l'obscurité.

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*

sur la face supérieure si la plante pousse à la surface de l'eau; ils deviennent très nombreux à la face inférieure si elles poussent à l'air; ils disparaissent à la face inférieure et diminuent à la face supérieure si elles sont maintenues immergées. Enfin, quand ce sont les feuilles des plantes ordinairement aériennes qui poussent dans l'eau, il y a seulement tendance chez elles vers la structure des feuilles nageantes.

Cet ensemble de résultats permet de tirer cette conclusion que l'adaptation ne se fait pas à un égal degré pour les différentes plantes qui ont été étudiées dans ce chapitre. Quand les plantes aquatiques se développent à l'air, l'adaptation se fait nettement quant à l'épiderme; si ces pousses accidentellement aériennes sont replongées dans l'eau, la réadaptation est aussi brusque que complète. Quand il s'agit, au contraire, de plantes aériennes, les changements de structure de l'épiderme sont souvent très longs à se manifester et, lorsqu'ils deviennent sensibles, ils semblent indiquer une tendance vers l'organisation des feuilles nageantes. Pour que cette adaptation devienne appréciable dans ce dernier cas, il faut que les feuilles ébauchées dans le bourgeon se développent dans le nouveau milieu; si le séjour de ce liquide détermine un arrêt dans l'évolution de la plante, l'action du milieu se manifeste seulement par ce fait que la plante ne produit plus aucun tissu, et par conséquent pas de stomates; c'est ce que j'ai observé pour le *Medicago minima*.

Quoi qu'il en soit, on peut dire que, dans tous les cas, *le milieu aquatique entrave la production des stomates ou modifie leur répartition*.

Après avoir ainsi établi quel est l'effet du séjour dans l'eau pour les plantes aériennes comme pour les plantes aquatiques, je vais maintenant rechercher si l'action de ce milieu ne peut pas être masquée par d'autres causes qui peuvent faire nier les effets précédents quand on s'en tient aux simples observations.

En étudiant la différenciation précoce des feuilles et les

conditions dans lesquelles elle s'opère, je fournirai des exemples intéressants à cet égard.

5° *Différenciation dans le bourgeon.* — Quand on examine les feuilles coriaces des Nymphéacées alors qu'elles sont encore enfermées dans le bourgeon, on constate que leur épiderme supérieur présente déjà un nombre extrêmement considérable de stomates ; ils se sont formés indépendamment de l'action du milieu aquatique, parce que la feuille est enroulée de manière que l'épiderme supérieur soit protégé, et parce qu'elle est enfermée dans le bourgeon.

L'exemple précédent est loin d'être isolé; j'ai pu faire la même remarque sur les feuilles en flèche de la Sagittaire, sur les feuilles nageantes du *Limnocharis Humboldtii*, du *Potamogeton natans*, etc. Dans ces deux dernières espèces, avant l'arrivée de la feuille à l'air, non seulement il existe des stomates sur toute la surface supérieure, mais l'épiderme inférieur présente déjà ceux qui ont été signalés plus haut.

Les stomates qui apparaissent dans ce cas se forment indépendamment de l'action du milieu. Il ne faudrait cependant pas croire que ces feuilles différenciées de très bonne heure ne puissent plus tard, si elles sont maintenues sous l'eau, subir l'action de ce milieu. On voit nettement cette action se manifester en étudiant les feuilles sagittées submergées du *Sagittaria*, car les stomates qui se trouvent répartis sur cette feuille submergée sont incomparablement moins nombreux que ceux qui se trouvent sur les feuilles aériennes en flèche.

Ces différentes remarques établissent donc ce fait que, par suite d'une différenciation hâtive, les feuilles présentent fréquemment des stomates lorsqu'elles sont enfermées dans le bourgeon. J'arrive donc, en étudiant la répartition des stomates, à des résultats très semblables à ceux qu'un examen purement externe m'a déjà fournis. On doit remarquer cependant que, grâce à ces stomates, l'analyse du phénomène peut se faire avec beaucoup plus d'exactitude qu'avec l'aide des simples variations des caractères extérieurs.

Les causes qui peuvent intervenir pour hâter la différenciation de l'épiderme des feuilles dans le bourgeon sont nombreuses. J'examinerai successivement, à ce point de vue, l'influence des saisons, de la profondeur de l'eau, du passage de l'eau dans l'air et de la vie antérieure sur la différenciation des feuilles.

a. Influence des saisons. — Si l'on suit le développement d'un *Nuphar* ou d'un *Nymphœa* pendant plusieurs saisons, on assiste à une alternance très frappante dans la succession des feuilles différenciées et non différenciées. Pendant la durée du printemps, il apparaît des feuilles pellucides à croissance lente qui n'ont pas de stomates sur la face supérieure ; au commencement de l'été, il se forme des feuilles coriaces convolutées qui, encore dans le bourgeon, sont différenciées et couvertes de stomates sur la page supérieure. Lorsque la période de grande végétation, qui dure pendant tout l'été, est terminée, la formation des feuilles coriaces cesse et l'on voit, à l'automne et au commencement de l'hiver, les feuilles pellucides sans stomates réapparaître.

Ce dernier fait est surtout frappant, car il montre bien que le changement de saison est en rapport avec l'apparition et la disparition de ces feuilles stomatifères et coriaces.

On a déjà vu, dans la première partie de ce mémoire, que l'*Hippuris* présente également pendant l'été des pousses aquatiques différenciées dans la forme extérieure, qui sont remplacées pendant l'hiver et le printemps suivant par des pousses non différenciées. L'étude de la différenciation faite à l'aide des stomates conduit aux mêmes conclusions.

b. Influence de la profondeur. — L'influence de la profondeur sur la différenciation de la forme extérieure a déjà été signalée à l'occasion des recherches sur les feuilles en flèche de Sagittaire. Les mêmes remarques doivent être faites en étudiant la différenciation de l'épiderme de cette plante. Il faut, pour qu'un pied de cette espèce qui végète dans les eaux profondes puisse ébaucher, dans le bourgeon, des feuilles à stomates, que le nombre de feuilles non différen-

ciées soit plus élevé que lorsque la plante croît sur le bord de l'eau.

Quelques individus de *Potamogeton rufescens*, qui végètent dans les régions très profondes du lac de Longemer, ont fourni à M. Mer l'occasion de signaler plusieurs faits qui méritent d'être relatés ici; ces pieds sont trop profondément submergés pour fleurir ou produire des feuilles nageantes. La plante végète très lentement dans ces conditions; elle produit d'abord de nombreuses feuilles aquatiques sans stomates; ce n'est que lorsque sa vigueur est devenue un peu plus grande que quelques feuilles différenciées apparaissent au sommet de la tige et se montrent pourvues d'un très petit nombre de stomates sur leur face supérieure; cette organisation fut observée plusieurs années de suite. En 1883, le niveau des eaux du lac s'étant abaissé, les feuilles nageantes vinrent flotter à la surface; elles se différencièrent alors dès l'origine dans le bourgeon et leur face supérieure présenta un nombre considérable de stomates, leur face inférieure quelques-uns seulement (1).

c. Influence du séjour dans l'air. — Comme on vient de le voir, le passage d'une eau très profonde à une eau moins profonde active la différenciation des feuilles dans le bourgeon; la même accélération se manifeste plus nettement encore lorsque la plante arrive à l'air. On s'en assure en observant la Sagittaire presque complètement émergée; l'apparition des feuilles sagittées se fait de bonne heure et la tendance à la différenciation se manifeste après la formation de trois ou quatre feuilles rubanées aériennes, par l'apparition de feuilles spatulées, puis cordées et cordées-coudées qui sont couvertes de stomates (pl. VI, fig. 42 à 45).

Chez les plantes qui ont des feuilles nageantes, les phénomènes sont semblables, et il suffit qu'une feuille de la plante vienne s'étaler à la surface de l'eau pour que toutes les feuilles qui s'ébauchent dans le bourgeon soient déjà

(1) *Bull. de la Soc. bot.*, 1882, p. 81.

différenciées avant d'avoir subi le contact ou de l'eau ou de l'air.

La différenciation des feuilles, relativement à la formation des stomates, peut se produire quelquefois sur une pousse entière ; je l'ai observée sur l'*Hippuris vulgaris*. Ce fait très frappant et du plus grand intérêt montre combien une modification dans l'activité de la plante retentit dans tout l'individu. J'ai déjà décrit l'aspect de cette plante pendant l'hiver : d'un même rhizome partent plusieurs rameaux pourvus de feuilles aquatiques longues, minces et sans stomates ; plusieurs de ces tiges arrivent à l'air, aussitôt leur aspect change et leurs feuilles se couvrent de stomates. Jusqu'à la fin du printemps et au commencement de l'été, les phénomènes se passent de même, et les pousses nouvelles qui se forment sous l'eau y conservent leur aspect et leur structure aquatique. Il n'en est pas toujours ainsi ; vers le mois de juillet, alors que la plante est en grande activité, il se forme sous l'eau (à 50 centimètres de profondeur) des pousses nouvelles à croissance rapide, dont les feuilles restent courtes, et qui présentent des stomates. On a donc, dans ce cas, non pas seulement l'exemple d'une feuille, mais de tout un rameau différencié. La production de ces tiges aquatiques différenciées cesse avec le retour de l'hiver ; à cette époque, on observe de nouveau l'apparition de feuilles rubanées minces nouvelles. Le phénomène est le même que chez les *Nuphar*.

Le résultat précédent a une grande portée et permet d'expliquer la structure des plantes qui ne plongent dans l'eau que par la base. En effet, si l'on imagine que, pour l'*Hippuris vulgaris*, le niveau de l'eau s'abaisse et que les pousses arrivent à l'air après avoir traversé une couche d'eau très faible, l'apparition des pousses différenciées précédentes sera accélérée. Il peut même arriver, comme je l'ai observé dans les petits bassins du Muséum où croît cette plante, si l'épaisseur d'eau n'est que de quelques centimètres, que les pousses aquatiques à feuilles rubanées disparaissent entièrement (1).

(1) Le milieu n'en exerce pas moins son action sur cet individu, car ayant

Grâce à cet ensemble de faits présentés par l'espèce précédente, et surtout en tenant compte de ce dernier cas, on peut comprendre la structure des plantes qui, comme le *Nasturtium amphibium*, peuvent présenter des rameaux aquatiques quand la plus grande partie de leur appareil végétatif est aérienne. Les bourgeons aquatiques sont formés de feuilles différenciées, aussi ces organes présentent-ils de nombreux stomates sur leurs deux faces.

d. Influence de la vie antérieure de la plante. — L'action d'une partie d'un végétal sur une autre, qui vient d'être signalée dans l'espace, se produit aussi dans le temps. Le cas précédent conduit à examiner celui dans lequel une relation existe entre une période végétative et la période végétative suivante.

J'ai montré que fréquemment les feuilles pellucides du *Nuphar* réapparaissent au commencement de l'hiver après avoir disparu durant l'été. Il peut arriver cependant, si l'activité de la plante a été très grande pendant cette dernière saison, si les réserves accumulées ont été assez considérables, que les feuilles restées en puissance dans le bourgeon soient différenciées; aussi, au printemps suivant, ne voit-on en premier lieu apparaître que des feuilles coriaces.

Ce qui est vrai d'une année à l'autre pour un même individu est vrai lorsqu'on passe d'un être adulte à la graine qu'il produit. Il n'y a donc rien d'extraordinaire à voir des stomates sur les cotylédons et sur les feuilles qui succèdent à ces premières feuilles. C'est un fait que j'ai constaté dans les germinations même aquatiques de l'*Alisma Plantago* (1) et du *Lythrum Salicaria*.

submergé les pousses venant de cette localité dans le bassin de l'École Normale (à 60 centimètres de profondeur), les feuilles aquatiques se sont formées.

(1) Les germinations de cette Alismacée apprennent quelque chose de plus. Elles ont été faites dans une eau peu profonde; aussi, bien que les feuilles soient aquatiques, la différenciation y va en croissant; par exemple, sur les premières feuilles, il n'y a de stomates qu'à la face supérieure; sur la cinquième feuille aquatique, on en voit se produire quelques-uns à la face inférieure. D'après ce qui a été dit plus haut, si la plante avait pu se développer dans une eau profonde, la différenciation aurait au contraire été en décroissant.

On voit que la différenciation hâtive masque une partie des résultats dus à l'action du milieu; elle peut même, dans certains cas, conduire à la nier quand on s'en tient à l'observation. L'expérience, qui seule est probante, rend aux faits leur signification véritable.

Si l'on compare, par exemple, la structure de trois sortes d'individus de *Littorella lacustris* qui croissent dans trois stations différentes, à une grande profondeur dans l'eau, à une faible profondeur sur les bords des lacs et à terre, on voit que les premiers n'ont pas de stomates, que les seconds en ont quelques-uns et que les troisièmes en ont beaucoup (1). Les deux faits extrêmes sont seuls décisifs pour prouver l'action du milieu. En effet, pour plusieurs causes, les pousses qui végètent dans la station moyenne doivent avoir des caractères intermédiaires. D'abord ces pousses sont exposées à venir à l'air lorsque les eaux sont basses; ensuite, le voisinage de la surface peut provoquer la différenciation de ces feuilles et l'apparition de quelques stomates sur elles.

Les *Callitriche* présentent également des types intermédiaires analogues.

L'observation ne peut indiquer si le milieu avait une action ou non sur la répartition des stomates; elle ne conduit qu'à des résultats contradictoires en apparence.

En résumé, l'action *immédiate* du milieu aquatique se manifeste :

1° *Dans les feuilles submergées*, par la disparition totale ou presque totale des stomates;

2° *Dans les feuilles nageantes*, par la suppression complète ou presque complète des stomates à la face inférieure;

3° *Dans les feuilles rendues aquatiques des plantes ordinairement aériennes*, par la diminution du rapport du nombre des stomates de la face supérieure à celui de la face inférieure.

L'étude de la différenciation précoce, qui met en évidence les modifications *non immédiates* des feuilles, permet, en outre, de se rendre compte de l'ensemble des anomalies signa-

(1) Mer, *Bull. de la Soc. de bot.*, 1881, p. 89.

lées par différents auteurs relativement à la présence des stomates sur les feuilles aquatiques. En effet, cet examen montre que très souvent les stomates apparaissent sur les feuilles enfermées encore dans le bourgeon et s'observent par conséquent sur les feuilles non encore sorties de l'eau. La différenciation de l'appareil stomatifère dépend cependant des conditions de milieu ; si la plante croît dans les eaux très profondes, elle est d'abord retardée, puis supprimée ; si la plante se développe à l'air, elle est au contraire accélérée ; enfin, si l'individu végète dans les eaux peu profondes, les stomates peuvent cependant se former dans le bourgeon sur les feuilles qui viendront s'épanouir à la surface ou au-dessus de l'eau.

II. — Autres modifications de l'épiderme.

J'ai insisté sur les variations que présentent les stomates ; aussi pourrai-je exposer plus brièvement les changements des autres éléments de l'épiderme. Les mêmes exemples de complication peuvent se retrouver ici et s'expliquent de la même manière. Je n'insisterai que sur les phénomènes présentés par les feuilles entièrement aquatiques ou par les feuilles complètement aériennes. J'examinerai successivement à ce point de vue : 1° les variations de forme des cellules ; 2° les changements chimiques des parois ; 3° les transformations des organes pilifères ; 4° les modifications dans la répartition de la chlorophylle.

1° *Forme des cellules.* — Les variations de la forme des cellules sont souvent très grandes. Les cellules épidermiques de l'*Hippuris vulgaris* sont allongées, étroites, peu épaisses dans les feuilles aquatiques (pl. II, fig. 4 et 5) ; elles sont à parois moins rectilignes dans les feuilles aériennes, en même temps leur longueur est moindre, leur épaisseur et leur largeur plus grandes (fig. 3 et 6).

Dans la Sagittaire, les cellules épidermiques des feuilles en

flèche sont disposées irrégulièrement; dans les feuilles rubanées aquatiques, les mêmes éléments de la membrane externe sont placées en files régulières parallèles à l'axe du ruban. Tandis que sur les premières feuilles les parois latérales des cellules sont plus ou moins sinueuses, les mêmes cloisons des secondes feuilles sont rectilignes; seulement, dans l'espèce actuelle, l'allongement de l'épiderme n'est pas obtenu, comme pour l'*Hippuris*, par l'accroissement des cellules, mais par leur cloisonnement répété perpendiculairement à l'axe, de sorte que les cellules restent parallélipipédiques.

La comparaison des feuilles nageantes aux feuilles aériennes est aussi instructive que leur comparaison aux feuilles submergées. Les cellules épidermiques des feuilles aquatiques du *Polygonum amphibium* sont à parois presque rectilignes, tandis que les parois des mêmes éléments sont très ondulées dans les feuilles aériennes.

On voit donc que le principal effet du milieu aquatique sur la forme des cellules est de rendre aux parois de l'épiderme une rectitude qu'elles ne présentent pas dans les feuilles aériennes. Quant à l'allongement des feuilles si souvent observé dans ce milieu, il est dû soit à un accroissement considérable dans une direction déterminée, soit à des cloisonnements répétés dans le sens de la grande longueur de la feuille. Ces résultats ont d'ailleurs été déjà signalés par M. Mer.

2° *Constitution chimique des parois.* — En général, les changements de forme des cellules de l'épiderme sont accompagnés de modifications plus ou moins sensibles dans la constitution chimique de leurs parois. Le plus souvent, la membrane générale du corps de la plante est moins épaisse dans les feuilles submergées que dans les feuilles aériennes (*Hippuris*, pl. II, fig. 6 et 7). En outre, la partie cuticularisée est bien moins importante et souvent manque presque complètement, tandis qu'elle est très développée dans les feuilles aériennes.

La situation des feuilles nageantes, au contact de l'eau par une face et de l'air par l'autre, détermine une complication intéressante que l'on observe dans le *Polygonum amphibium*. Les feuilles aériennes de cette plante possèdent des cellules épidermiques cuticularisées seulement dans la partie périphérique de leur paroi externe; toutes les cloisons de l'épiderme des feuilles nageantes sont, au contraire, comme sclérifiées; et cette sclérification se présente aussi bien pour la membrane extérieure que pour les parois latérales et intérieure. Il semble donc que l'épiderme de ces feuilles, dans ce cas, forme comme une lame rigide qui sert à maintenir la feuille à plat sur l'eau.

3° *Organes pilifères*. — La même espèce présente une autre variation curieuse. Les feuilles nageantes sont absolument glabres, tandis que les feuilles aériennes sont couvertes de poils. On ne peut pas dire, dans ce cas, que les poils représentent des stomates transformés par suite de l'action du milieu, car, dans le *Polygonum* actuel, les stomates et les poils disparaissent et apparaissent en même temps sur la face inférieure. L'opinion précédente de la substitution des organes pileux aux stomates a été émise par M. Sicard et semble justifiée dans quelques cas. Les feuilles de *Nuphar* n'ont jamais de stomates à la face inférieure (du moins je n'ai pu en observer jusqu'ici) même quand elles poussent à l'air : à leur place, il existe de nombreux poils. Il est même singulier de remarquer qu'on ne puisse observer aucune variation à la face inférieure de cette plante, même quand elle pousse au contact de l'air et sur des échantillons venant de localités très diverses. J'ai pu en étudier venant de l'étang de Cazau dans la Gironde, du Muséum, des marais flottants de l'Erdre sans jamais observer de stomates à la face inférieure.

Il peut cependant arriver que les poils coexistent avec les stomates; c'est ce que l'on observe à la face inférieure des feuilles nageantes du *Ranunculus aquatilis* ou *R. lutarius*. Peut-être, dans ce cas, le rôle de ces appareils pilifères

n'est-il pas le même que dans le *Polygonum amphibium* et dans l'*Epilobium hirsutum* (où j'ai constaté également une réduction très appréciable des poils dans les feuilles maintenues submergées).

4° *Chlorophylle.* — Les variations du pigment chlorophyllien sont également très remarquables. On sait que la chlorophylle existe souvent dans l'assise externe des feuilles submergées ; c'est ce que j'ai constaté dans le *Ranunculus aquatilis*, le *Sagittaria sagittæfolia*, le *Stratiotes aloides* (1), etc. Il semble, dans ce cas, que la membrane qui recouvre ces organes aquatiques ne mérite plus le nom d'épiderme, car les deux caractères à l'aide desquels on la définit font défaut ; il n'y a plus de stomates et il y a de la chlorophylle. Depuis longtemps déjà, M. Duchartre a montré que l'épiderme existe chez les Zostéracées malgré l'absence de ces deux précédents caractères, la forme suffisant pour définir cette membrane. Cette opinion est entièrement justifiée par les recherches actuelles.

On ne peut pas définir l'épiderme par la présence des stomates, car, selon qu'une même feuille pousse à l'air ou dans l'eau, elle en possède ou n'en présente pas. Si l'on maintenait cette définition, il faudrait dire qu'une feuille de *Stratiotes* qui commence à sortir de l'eau a un épiderme sur un centimètre émergé, car on y observe des stomates, et manque d'épiderme sur tout le reste de la surface plongée dans l'eau, car ces stomates n'y existent pas.

La même membrane ne peut pas être non plus définie par l'absence de chlorophylle, car la matière verte peut s'y former ou y manquer, suivant que la feuille pousse à l'air ou dans l'eau. Chez le *Ranunculus aquatilis*, par exemple, il y a de la chlorophylle dans l'épiderme des feuilles submergées

(1) On peut encore signaler les *Callitriche* et le *Potamogeton natans* comme ayant de la chlorophylle dans l'épiderme de leurs feuilles submergées (Duchartre, *Traité de bot.*, 3e édit., p. 151).

laciniées; il n'y en a pas dans celui des feuilles limbées aériennes (pl. III, fig. 10 et 11). On pourrait attribuer ce changement à une différenciation indépendante de l'action du milieu et en rapport avec le changement de la forme extérieure; il n'en est rien, car, si l'on fait pousser à l'air une feuille laciniée, la chlorophylle disparaît de la membrane périphérique.

On peut trouver dans le *Stratiotes aloides* des stades de transition entre la structure aquatique de l'épiderme caractérisée par la présence de la chlorophylle, et l'organisation aérienne dans laquelle cette matière fait défaut. J'ai pu examiner des feuilles de cette plante qui venaient pointer à la surface de l'eau et sortaient du liquide; j'ai constaté alors un changement brusque dans l'aspect de la feuille; au-dessous du niveau liquide, la feuille est transparente et d'un vert clair; au-dessus, elle devient opaque et sa couleur passe au vert sombre. Dans la première région de la feuille, le pigment vert existe en très grande abondance dans la membrane externe; on peut presque dire qu'il n'existe que là, car les cellules du mésophylle sont à peine teintées par quelques rares grains verts épars dans les cellules. Dans la seconde partie de la feuille qui est arrivée à l'air, la chlorophylle diminue d'une manière très appréciable dans les mêmes cellules; les leucites y sont bien moins développés, comme on s'en assure facilement sur les figures 26 et 27 (pl. IV); les granules colorés sont devenus, au contraire, très abondants dans les cellules sous-jacentes.

Cet exemple montre encore bien nettement qu'il faut rejeter l'ancienne définition de l'épiderme, car dans le cas actuel on devrait dire, pour la même région d'une feuille, qu'il y a un épiderme parce qu'il y a des stomates, et qu'il n'y a pas d'épiderme parce qu'il y a de la chlorophylle dans les cellules de la membrane externe.

La présence simultanée de cellules à chlorophylle et de stomates dans l'épiderme s'observe fréquemment; c'est un fait que j'ai constaté bien souvent dans la Sagittaire, aussi

bien pour l'épiderme inférieur des feuilles nageantes que pour les deux épidermes des feuilles sagittées rubanées qui se développent dans l'eau.

Il ne faudrait cependant pas croire que la matière verte se forme inévitablement dans l'épiderme des feuilles submergées. Je n'en ai pas observé dans les Nymphéacées, sur les feuilles pellucides qui ont cependant subi profondément l'action de l'eau. Je n'en ai pas rencontré non plus dans les cellules épidermiques des feuilles de l'*Epilobium hirsutum*, du *Ranunculus Flammula* maintenues dans l'eau.

Il est bon de noter, relativement à ces dernières exceptions, que ces plantes étant ordinairement aériennes, il se peut que l'adaptation ne soit pas complète. Quant aux Nymphéacées, peut-être pourrait-on dire, à ce point de vue, que leur adaptation est moins parfaite que celle des Alismacées; cette hypothèse sera justifiée en partie plus loin dans l'exposé de la structure du mésophylle, car ce tissu chez ces dernières espèces a pour ainsi dire disparu, et on verra que cela n'arrive pas pour les Nymphéacées.

En somme, ces recherches complémentaires montrent que sous l'action du milieu :

1° *Les parois de cellules épidermiques deviennent rectilignes et diminuent d'épaisseur ;*

2° *La paroi externe se subérifie moins;*

3° *Les poils disparaissent;*

4° *La chlorophylle apparaît dans l'épiderme.*

Cette dernière variation est peut-être due, en partie, au changement d'intensité lumineuse qui se produit dans l'eau. On sait déjà d'ailleurs, par les recherches de M. Stöhr (1), que le pigment vert existe bien plus souvent qu'on ne le croyait autrefois dans des cellules épidermiques, même les plantes aériennes, surtout à la face inférieure et par conséquent peu éclairée. On sait depuis longtemps que le *Pteris aquilina* et les Fougères

(1) *Ueber das Vorkommen von Chlorophyll in der Epidermis der Phanerogamen Laubblätter* (*Sitz. d. k. Akad. Wiss. Wien*, LXXIX, 1879).

qui vivent dans les endroits ombragés ont de la chlorophylle en assez grande abondance dans la membrane externe de leurs feuilles. Ces quelques faits peuvent conduire à penser qu'il y a peut-être une relation entre la variation de l'intensité lumineuse et la présence de cette matière verte dans l'épiderme, bien que cette corrélation n'ait jamais été établie.

Il n'en est pas de même pour le tissu en palissade ; grâce aux travaux de MM. Stahl, Johow, etc., on sait que ce tissu ne se différencie pas à l'ombre ; il est donc intéressant de rechercher comment se modifient les feuilles submergées à cet égard.

Je vais donc, après avoir signalé les transformations de l'épiderme, aborder maintenant l'examen des modifications du mésophylle, région qui comprend tous les tissus situés entre les membranes externes des feuilles.

III. — Modifications du mésophylle.

Les modifications du tissu en palissade sont les plus importantes à signaler, car les changements des autres tissus ont déjà été signalés dans l'étude des tiges des plantes aquatiques (1). Je diviserai ce paragraphe en trois parties :

1° Tissu palissadique ;
2° Autres tissus ;
3° Contenu des cellules.

1° *Tissu palissadique.* — La réduction du tissu palissadique, indiquée dans quelques cas par M. Mer, a été surtout nettement figurée par M. Schenck, mais la généralité de cette modification ne ressort pas de leurs travaux. Cependant la non-différenciation, et très souvent même la disparition totale de ce tissu, est un des résultats les plus frappants du séjour des feuilles dans l'eau. Cette action du milieu aqueux est générale et se manifeste aussi bien sur les feuilles normalement aquatiques

(1) *Annales des sc. nat.*, t. XIX, p. 287.

que sur les feuilles ordinairement aériennes. J'étudierai d'abord ces deux cas.

a. Chez les plantes tout à fait aquatiques, ces transformations sont très remarquables. Si l'on compare, par exemple, la section transversale des limbes des feuilles nageantes de *Nymphæa rubra* à celle des limbes des feuilles submergées, on est frappé des différences qui existent entre elles. Le mésophylle de la feuille submergée n'est plus représenté que par une assise de cellules et des cloisons qui vont jusqu'à l'épiderme inférieur (fig. 23, pl. IV). Il est évident que l'assise à chlorophylle qui se trouve sous la membrane épidermique supérieure représente le tissu en palissade arrivé à une très grande réduction, car ses cellules constituantes ont perdu leur forme allongée perpendiculairement au plan de la feuille. Si l'on examine, au contraire, la feuille nageante, on voit que les cellules du tissu précédent sont très différenciées par leur forme, et que leur ensemble est composé de deux assises (fig. 25).

Les différences précédentes sont plus frappantes encore dans les Nymphéacées de nos pays (*Nuphar luteum* et *Nymphæa alba*); le tissu en palissade des feuilles coriaces est très puissant, et représenté par plusieurs assises de cellules, tandis que, dans les feuilles pellucides qui restent submergées, il n'est plus formé que par une assise de cellules arrondies, aplaties parallèlement à la surface de la feuille.

Les feuilles laciniées du *Ranunculus aquatilis* se modifient de même. On a vu plus haut que leur aspect change légèrement lorsqu'elles croissent à l'air au lieu de pousser dans l'eau; elles s'aplatissent un peu dans ce premier cas, tandis que leur section reste circulaire dans le second. Cet aplatissement des feuilles aériennes s'observe en même temps que l'apparition du tissu en palissade au-dessous de l'épiderme devenu supérieur de ces feuilles (pl. III, fig. 10). Dans les laciniures des feuilles aquatiques, on ne remarque aucune pareille différenciation; la symétrie du parenchyme est complète autour de l'axe de laciniure, elle ne se manifeste comme bilatérale que

dans le faisceau (fig. 11). La variation précédente qui se produit ainsi dans les feuilles divisées explique l'existence du tissu palissadique qu'on retrouve à la partie supérieure du mésophylle des feuilles limbées de cette même plante.

J'ai signalé plus haut, en parlant du *Stratiotes aloides*, les modifications très remarquables de l'épiderme lorsque la feuille de cette plante vient émerger de l'eau; des changements très saillants se produisent simultanément dans le mésophylle. Dans la région aquatique des feuilles externes d'une touffe on trouve, au-dessous de l'épiderme supérieur comme de l'épiderme inférieur, deux assises de cellules aplaties parallèlement au limbe et entre elles des lacunes séparées par des cloisons d'un plan de cellules. Dans la partie aérienne de ces mêmes feuilles, un allongement très accusé se remarque pour les deux assises de cellules situées sous l'épiderme supérieur; en même temps, la formation d'assises nouvelles de cellules sous ce tissu en palissade contribue à rendre l'épaisseur de la feuille encore un peu plus grande.

Dans un cas plus complexe, l'examen de la structure du limbe de la Sagittaire conduit aux mêmes conclusions que l'étude des espèces précédentes. On a déjà vu, à l'aide de l'étude des variations de la forme extérieure ainsi qu'avec le secours des transformations de l'épiderme, que le milieu aquatique comme le milieu aérien modifie les feuilles rubanées ainsi que les feuilles sagittées; la comparaison de l'organisation du limbe de ces deux sortes de feuilles, poussant dans deux conditions différentes à l'air et dans l'eau, prouve d'une manière évidente l'action du milieu sur la structure interne. Pour les feuilles rubanées, l'effet précédent se voit nettement quand on compare les figures 47 et 48 (pl. VI); pour les feuilles sagittées, il suffit de jeter un coup d'œil sur les deux figures 38 et 39 (pl. V) pour s'assurer que l'influence du milieu aquatique se retrouve pour ces feuilles comme pour les précédentes, quand les variations du niveau de l'eau les obligent à croître au-dessous de la surface du liquide.

Enfin l'*Alisma Plantago*, pour terminer l'étude des plantes

ordinairement aquatiques, présente des germinations très différentes suivant qu'elles sont faites dans l'eau et dans l'air. La structure de la deuxième feuille de la germination aquatique offre de frappantes analogies avec celle qui vient d'être observée dans les feuilles submergées de la Sagittaire. Le mésophylle y a pour ainsi dire disparu; entre les deux épidermes, il n'existe plus que des lacunes séparées par des cloisons formées d'un plan de cellules. La cinquième feuille aquatique présente une structure un peu plus compliquée, la formation d'une assise de cellules sous l'épiderme supérieur indique l'ébauche du tissu qui pourrait devenir palissadique si la feuille se développait à l'air; en outre, en certains points, il existe deux séries de lacunes superposées.

La germination aérienne de la même plante possède des caractères très différents. Dès la troisième feuille, le mésophylle est représenté par trois assises de cellules entre lesquelles il existe plutôt des méats que des lacunes. La sixième feuille aérienne est plus différenciée encore, il y a cinq assises de cellules entre les deux épidermes, mais le développement de la plantule est encore trop peu avancé pour que l'on y reconnaisse les palissades.

Cet exemple montre donc que tous les tissus de la plante se différencient avec une rapidité variable, car, d'après ce qui a déjà été dit plus haut, les stomates sont formés dans ce cas tandis que le tissu palissadique n'est pas ébauché. L'étude de la structure de la cinquième feuille aquatique permet, en outre, de voir que les tissus y sont plus différenciés que dans la seconde; ce fait, déjà révélé par l'examen de l'épiderme, est en rapport avec la situation peu profonde des graines mises en germination. L'ensemble de mes études me conduit à penser que si, au contraire, les plantes s'étaient développées en des eaux profondes il y aurait eu régression dans le développement.

J'ai vérifié, comme dans les cas précédents, la même réduction des palissades dans un certain nombre d'autres espèces aquatiques : *Hippuris vulgaris*, *Œnanthe Phellandrium*, etc.

b. Les plantes terrestres peuvent subir également l'action du milieu aquatique quand leurs feuilles sont maintenues dans l'eau : la diminution d'épaisseur des palissades en fournit une preuve assez nette.

Cet effet s'observe facilement dans les *Lysimachia Nummularia*, *Nasturtium amphibium*, *Ranunculus Flammula*, *Galium uliginosum* (pl. IV, fig. 20 et 21), *Epilobium hirsutum*.

Avec cette dernière espèce, j'ai obtenu un résultat de plus. En même temps qu'un pied de cette plante est maintenu dans l'eau à la lumière, un second est placé dans le même liquide, mais à l'obscurité ; dans ces conditions, on s'assure aisément, en comparant les deux figures 33 et 34 (pl. V), que la différenciation du tissu palissadique, très faible dans les premières feuilles aquatiques, est moindre encore dans les secondes.

Par conséquent, la suppression totale de la lumière pour une plante qui végète dans l'eau détermine encore une modification dans les cellules qui d'ordinaire forment les palissades. Ceci prouve qu'une variation dans l'intensité lumineuse détermine un changement dans ce tissu aussi bien pour les plantes qui croissent à l'air que pour celles qui se développent dans l'eau, car on sait que par leurs recherches MM. Stahl (1), Pick (2), Johow (3), etc., ont montré que le tissu palissadique se différencie beaucoup plus à la lumière qu'à l'ombre.

Ces derniers résultats peuvent-ils suffire pour expliquer la structure des feuilles submergées qui vient d'être exposée ? Je ne le crois pas. Il est bien évident que l'intensité lumineuse est plus faible dans l'eau qu'à l'air, aussi comprend-on aisément, lorsqu'on immerge dans l'eau une feuille ordinairement

(1) *Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes* (*Zeitschr. f. Naturwissenschaft*, XIV, 39 pages, 1883, Iéna).

(2) *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt and Orientizung der Zellen des Assimilationsgewebes* (*Bot. Centralblatt.*, 1882).

(3) *Ueber die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen* (*Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1884, XV, p. 282 à 311).

aérienne, que le premier effet de la submersion soit très comparable à celui qu'on aurait obtenu en mettant la plante à l'ombre. Mais, à la cause précédente qui intervient seule pour les plantes aériennes développées à l'abri du soleil, il vient s'en ajouter d'autres pour les plantes maintenues dans l'eau; aussi n'y a-t-il pas lieu de s'étonner de trouver dans les feuilles submergées une structure beaucoup plus dégradée que dans les feuilles des variétés *umbrosa*.

Jamais, en effet, même dans les feuilles étiolées, on ne voit le mésophylle se réduire et disparaître presque complètement, comme on l'a observé dans les Sagittaires, les *Alisma*, ou n'être formé que d'une assise de cellules, comme dans l'*Hippuris* (fig. 5, pl. II).

L'étude de l'organisation du mésophylle vient de montrer la concordance qui existe entre l'apparition ou la disparition du tissu en palissade et le changement de milieu; une conséquence doit en être tirée relativement aux feuilles nageantes.

c. Les feuilles nageantes sont au contact de l'air et de l'eau, mais c'est leur face supérieure qui est exposée à l'air; aussi comprend-on que leur tissu en palissade soit aussi bien développé que celui des feuilles entièrement aériennes. Si l'on compare, par exemple, l'organisation d'une feuille nageante du *Polygonum amphibium* à celle d'une feuille aérienne, on voit qu'il n'y a pas de différence bien appréciable entre les deux quant aux palissades, si ce n'est que les cellules de ce tissu dans la feuille aquatique sont plus fermes et plus rigides.

La structure de toutes les autres feuilles nageantes que j'ai pu observer confirme ce premier résultat, partout; dans le *Potamogeton natans*, le *Limnocharis Humboldtii*, l'*Hydrocharis Morsus-ranæ*, le *Ranunculus aquatilis*, etc., le tissu palissadique est très bien développé sur les feuilles qui nagent à plat sur l'eau.

Comme on l'a vu en étudiant les stomates, les feuilles destinées à devenir nageantes se différencient avant de sortir de l'eau; la même remarque peut être faite en étudiant le tissu

palissadique. Les cellules qui constituent ce dernier tissu peuvent acquérir leur allongement avant que les feuilles sortent de l'eau, ainsi que j'ai pu en faire l'observation sur le *Nuphar*, l'*Alisma Plantago*, etc.

Malgré l'intervention de cette dernière cause perturbatrice, l'action du milieu aquatique se manifeste très nettement *par la réduction ou même la disparition complète du tissu en palissade.*

2° *Autres tissus.* — Les autres tissus des feuilles peuvent également se modifier; seulement leurs transformations ayant déjà été signalées dans une autre étude sur les tiges aquatiques, je crois inutile de beaucoup insister sur ces mêmes variations dans la feuille. Je citerai seulement quelques modifications du tissu lacuneux, du tissu de soutien, du tissu conducteur.

a. Tissu lacuneux. — Les lacunes acquièrent fréquemment une très grande importance dans les feuilles aquatiques; elles occupent même quelquefois toute la région qui, dans le limbe, s'étend entre les deux épidermes. Ceci s'observe dans les feuilles submergées de Sagittaire (pl. V, fig. 39 et pl. VI, fig. 47), où les lacunes sont séparées seulement par des cloisons éloignées. Les feuilles aériennes de cette même plante n'ont plus de lacunes que dans la partie inférieure du limbe, où elles contribuent à y former le tissu méatique ou lacuneux.

Des modifications semblables se révèlent avec la plus grande netteté quand on compare les germinations aériennes et aquatiques de l'*Alisma Plantago*. La deuxième feuille aquatique est tout à fait semblable à celle de l'espèce précédente, c'est-à-dire que de grandes lacunes s'étendent entre les deux épidermes du limbe, séparées entre elles seulement par des cloisons formées d'un plan de cellules; la cinquième feuille aquatique est plus différenciée, une assise de cellules recouvre l'épiderme inférieur, mais il existe encore des lacunes au-dessous du tissu qui correspond aux palissades. Ces lacunes disparaissent aussi bien dans la troisième que dans la cinquième

feuille aérienne; le mésophylle est alors représenté soit par trois, soit par cinq assises de cellules qui ne sont séparées les unes des autres que par de faibles méats.

Les lacunes n'existent pas seulement dans le limbe, elles se retrouvent avec un très grand développement dans les nervures médianes des feuilles aquatiques et dans leur pétiole. Je l'ai constaté nettement pour les nervures, en comparant les feuilles rubanées du Plantain d'eau aux feuilles aériennes élargies en limbe. Dans la feuille submergée, les lacunes très grandes de cette région ne sont séparées les unes des autres que par des murs d'une cellule d'épaisseur; leur nombre est en rapport avec leurs dimensions, car j'en ai compté jusqu'à seize dans une nervure médiane d'un de ces organes; celles qui sont à la périphérie s'étendent jusqu'à l'épiderme. Les cloisons sont beaucoup plus épaisses dans les feuilles aériennes, et le tissu parenchymateux s'accroît au détriment des lacunes, qui deviennent en même temps moins nombreuses.

Les pétioles se transforment de la même manière quand ils s'accroissent dans l'eau. La base du pétiole d'une feuille aquatique de *Marsilia quadrifolia* présente un très grand développement des lacunes. Tout autour d'une partie centrale homogène se trouve un cercle de cavités allongées radialement et séparées entre elles par des cloisons formées d'un plan de cellules; ces chambres à air s'étendent presque jusqu'à l'épiderme, dont elles ne sont séparées que par une assise de cellules. Ces mêmes lacunes diminuent dans les feuilles aériennes.

Le pétiole du *Ranunculus Flammula* se modifie d'une manière analogue quand on oblige la plante à se développer dans l'eau ou dans l'air.

b. Tissu de soutien. — Le tissu de soutien se réduit également dans les feuilles aquatiques; ceci est vrai aussi bien pour les éléments sclérifiés que pour le collenchyme.

Tantôt, comme dans les pétioles de *Marsilia*, ce sont les gaines fibreuses entourant les faisceaux qui disparaissent; tantôt, comme dans le *Scirpus lacustris*, ce sont des paquets de

fibres qui existent sous l'épiderme des feuilles aériennes, et qui manquent dans les feuilles submergées. Dans les nervures médianes des feuilles aériennes de l'*Alisma Plantago*, le péricycle du faisceau médian est fortement sclérifié, tandis que la même région de la feuille aquatique est formée de cellules à parois minces à peine colorables par la fuchsine.

Les feuilles nageantes ont les caractères des feuilles aériennes; elles sont même quelquefois plus différenciées que ces dernières. C'est ainsi que les feuilles nageantes du *Polygonum amphibium* présentent, dans leur nervure médiane, une bande de collenchyme qui manque dans les feuilles d'un pied qui s'est développé dans un endroit sec. On constate de même que le péricycle est moins sclérifié dans les feuilles à l'air que dans celles qui flottent à la surface de l'eau. Ces deux remarques confirment, en effet, ce qu'apprennent le simple examen extérieur et l'étude de l'épiderme; les feuilles nageantes de cette espèce sont fermes et rigides, tandis que les feuilles aériennes restent molles; on a vu, en outre, plus haut, combien les parois épidermiques ont changé de consistance, elles sont complètement subérifiées dans les feuilles nageantes, de manière que toute la membrane forme comme une lame très solide. Ce phénomène, ainsi que la multiplication des cellules du parenchyme et le riche développement des fleurs, semblent indiquer que la plante qui croît dans l'eau, mais dont les feuilles arrivent à la surface du liquide, se développe mieux que celle qui croît à terre.

Il n'y a donc pas lieu de s'étonner d'observer des feuilles nageantes très différenciées dans leur structure quant au tissu de soutien.

c. Tissu conducteur. — Le tissu conducteur se modifie également dans les feuilles suivant qu'elles croissent à l'air ou dans l'eau. La diminution des vaisseaux ligneux peut s'observer dans un grand nombre de cas, quand on compare le faisceau des nervures médianes des feuilles aquatiques à celui des feuilles aériennes. La Sagittaire (pl. VI, fig. 49 et 50), l'*Hippuris* (pl. II, fig. 6 et 7), le *Galium uliginosum* (pl. IV, fig. 30

et 31), le *Lysimachia Nummularia* et l'*Alisma Plantago* fournissent des exemples nombreux de la réduction du système vasculaire dans les feuilles aquatiques.

Le liber est également très réduit dans les plantes submergées, et il suffit, pour s'en assurer, d'examiner les figures précédentes, en comparant les coupes faites dans les feuilles aquatiques à celles faites dans les feuilles aériennes. Cette action se traduit dans les feuilles de Sagittaire par un changement très appréciable dans l'aspect de la section de cette région, dont on peut se faire une idée en consultant la figure 52.

d. Tissu sécréteur. — Enfin, le tissu sécréteur persiste dans les organes aquatiques. Je m'en suis assuré en étudiant les *Alisma* et les *Sagittaria*. Les figures 38 et 39, représentant les sections de deux feuilles en flèche de cette dernière espèce, montrent nettement que les canaux sécréteurs persistent aussi bien dans la feuille submergée que dans la feuille émergée. Dans les feuilles émergées, les canaux sécréteurs se trouvent sous le tissu en palissade (fig. 38, *cs*) dans le limbe, ou à l'intérieur du parenchyme dans la nervure médiane, mais à une distance plus ou moins grande de l'épiderme. Dans les feuilles submergées, le tissu en palissade ayant disparu, ces mêmes canaux se retrouvent dans les cloisons séparant les lacunes à l'intérieur du limbe (fig. 39); dans les nervures, on les observe au contact de l'épiderme (fig. 51 et 39), par suite de la réduction du parenchyme.

L'action du milieu aquatique se traduit donc encore :

1° *Par l'accroissement des lacunes dans le limbe;*

2° *Par la réduction des éléments fibreux et vasculaires.*

3° *Contenu des cellules.* — Toutes les modifications qui viennent d'être signalées dans la forme des cellules en entraînent d'autres dans leur contenu. Chaque fois qu'une assise palissadique apparaît, la chlorophylle s'y accumule en très grande abondance. Ce changement dans le pigment coloré produit une variation dans la nuance de la feuille, qui est souvent très

appréciable ; cette transformation se reconnaît facilement à l'œil nu, pour les feuilles du *Stratiotes* qui sortent de l'eau, au changement de teinte, qui devient manifeste dès que cet organe émerge du liquide.

Ces modifications dans la nuance des feuilles, qui se produisent suivant qu'elles se développent à l'air ou dans l'eau, ne tiennent pas seulement aux changements de l'assise sous-épidermique ; toutes les cellules du parenchyme se trouvent également transformées. Il suffit, pour s'en assurer, de comparer les figures montrant ces variations dans l'*Hippuris vulgaris* (pl. II, fig. 6 et 7), le *Ranunculus aquatilis* (pl. III, fig. 10 et 11), le *Sagittaria sagittæfolia* (pl. VI, fig. 47 et 48), le *Galium uliginosum*, etc.

Un changement aussi profond que celui qui vient d'être signalé dans la répartition de la chlorophylle doit amener inévitablement des variations correspondantes dans la production des hydrates de carbone, de l'amidon en particulier. Cette modification peut s'observer dans le pétiole des feuilles du *Ranunculus aquatilis ;* tous les grains de chlorophylle, dans le pétiole aérien, contiennent de l'amidon, de sorte que la coupe traitée par l'iode devient complètement bleue, à l'exception cependant des faisceaux, qui restent incolores. La coupe correspondante du pétiole aquatique ne révèle pas l'existence de cette même matière dans les grains de chlorophylle, peu nombreux d'ailleurs, qu'on observe dans les cellules ; aussi la comparaison des deux sections faites à travers deux pétioles comparables est-elle extrêmement frappante.

M. Mer avait déjà signalé, dans ses recherches sur la même question, un certain nombre de faits semblables.

L'influence de la vie aquatique se manifeste dans ce dernier cas :

1° *Par la diminution de la quantité de chlorophylle ;*

2° *Par la diminution de la quantité d'amidon.*

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Considérons deux groupes de plantes d'une même espèce. Les individus du premier groupe sont placés très près du niveau de l'eau de manière que leurs feuilles puissent se développer à l'air; les individus du deuxième groupe sont placés assez profondément dans l'eau pour que leurs feuilles ne puissent jamais atteindre la surface de l'eau.

Si l'une des plantes du groupe aérien est placée dans la même situation que celles du groupe submergé, ou réciproquement, il se produira dans les feuilles en voie de développement des modifications tout de suite appréciables dans la forme et dans la structure : d'où une première série de conclusions sur ce que l'on peut appeler les modifications *immédiates*.

Si l'une des plantes du groupe aérien est placée dans le groupe submergé, au commencement d'une saison, elle restera dimorphe au point de vue des feuilles tout en étant submergée, c'est-à-dire qu'elle présentera deux sortes de feuilles différentes. Mais si pendant la saison suivante, et indéfiniment, cette plante demeure submergée, toute trace de dimorphisme finira par disparaître et elle sera semblable aux plantes du groupe submergé. L'étude de ce dernier cas conduit à une deuxième série de conclusions relatives à ces modifications graduelles dans l'ensemble du développement de la plante : c'est ce que l'on peut appeler les modifications *non immédiates*.

Je vais résumer successivement les deux séries de modifications signalées dans le cours de ce mémoire.

I. *Modifications immédiates.* — Les modifications immédiates de la *forme* se produisent sur les feuilles en voie de développement; car une feuille adulte qui passe d'un milieu dans un autre ne supporte pas, en général, ce changement;

elle se dessèche ou meurt. Si la feuille est jeune, les traits généraux de la forme sont conservés : une feuille rubanée reste rubanée; une feuille divisée reste divisée; l'action des milieux ne s'en manifeste pas moins par les changements dans les dimensions et dans la coloration des feuilles. Dans le milieu aquatique, on observe *un allongement exagéré parallèlement aux nervures*, *une diminution considérable du limbe qui rend la feuille transparente, et qui peut amener, dans quelques cas, la disparition totale de ce limbe.*

Les modifications de la *structure* sont très nombreuses. Outre celles que j'ai déjà signalées relativement aux tissus lacuneux, scléreux, vasculaires dans une étude antérieure (1), et qui se retrouvent ici, il y a lieu de mentionner surtout les variations immédiates de l'épiderme et du tissu palissadique. L'action du milieu aquatique sur les stomates se traduit, *sur les feuilles submergées, par la disparition totale, ou presque totale des stomates; sur les feuilles nageantes, par la disparition complète ou presque complète des stomates à la face inférieure; sur les feuilles des plantes aériennes maintenues dans l'eau, par la diminution du rapport numérique des stomates de la face supérieure à la face inférieure.*

Le séjour des feuilles dans le même milieu détermine, en outre, une accumulation de chlorophylle dans les cellules épidermiques, dont les parois deviennent rectilignes. L'action de l'eau se manifeste également avec beaucoup de netteté sur le tissu palissadique, *car les cellules en palissade, ou ne s'allongent pas, ou disparaissent tout à fait dans les feuilles aquatiques.* Or, on sait que, dans les feuilles maintenues à l'ombre dans l'air, les cellules du tissu précédent ne s'allongent pas, mais leur disparition totale n'a pas été signalée jusqu'ici. Le milieu aquatique n'agit donc pas seulement sur la structure des feuilles par la réduction de l'intensité lumineuse qui s'y produit.

(1) *Ann. des sc. nat.*, t. XIX, p. 287.

II. *Modifications non immédiates.* — Les plantes aquatiques ont le plus souvent deux sortes de feuilles, qui diffèrent entre elles par leur forme comme par le milieu où elles vivent ; les unes sont d'ordinaire submergées, les autres nageantes ou tout à fait aériennes. Ce dimorphisme, plus commun qu'on ne le croit généralement, est nettement en rapport avec le milieu dans quelques cas. C'est ce qu'on voit pour l'*Alisma Plantago* qui, à l'air, n'a que des feuilles limbées, et, dans les eaux profondes, que des feuilles rubanées. Le plus souvent, l'action du milieu est moins nette et les deux sortes de feuilles se trouvent sur un même pied. Cela arrive pour l'espèce précédente quand elle se développe dans les eaux peu profondes, et, pour la plupart des plantes aquatiques, aussi bien quand elles croissent à l'air que lorsqu'elles végètent dans l'eau. Dans ce dernier cas, les feuilles se différencient dans le bourgeon.

Cette différenciation, qui se manifeste dans la forme comme dans la structure (aussi bien par l'apparition des stomates que par la formation des palissades, etc.), dépend des conditions extérieures dans lesquelles se développe la plante.

Si le végétal a toujours été profondément submergé, les feuilles différenciées, soit dans la forme, soit dans la structure (ayant des stomates, etc.), n'apparaissent pas, mais l'activité de la plante peut être encore assez grande pour multiplier le nombre des feuilles submergées. *Le milieu aquatique arrête la différenciation des feuilles.*

Si la plante pousse à l'air, l'apparition des feuilles différenciées a lieu plus tôt ; *le milieu aérien hâte donc cette différenciation.*

Si la profondeur des eaux dans lesquelles le végétal se développe n'est pas trop grande, les feuilles peuvent se différencier de très bonne heure dans le bourgeon et traverser la couche d'eau pour venir s'étaler à l'air. *Cette remarque rend compte des anomalies signalées autrefois dans l'apparition des stomates sur les organes submergés.* L'opinion de Brongniart, relativement à l'absence des stomates sur les feuilles aquatiques, n'est pas applicable à ce cas. L'expérience peut seule

prouver que le milieu a une influence sur la répartition des stomates.

Si l'individu étudié est transporté d'une eau peu profonde dans une eau plus profonde, il y a régression dans le développement, et ce phénomène se manifeste par une différenciation moins avancée dans les nouvelles feuilles qui se forment.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Planche II.

Hippuris vulgaris, fig. 1 à 7.

Fig. 1. Aspect extérieur d'une pousse aérienne. — *t*, tige; *f*, feuilles.

Fig. 2. Aspect extérieur d'une pousse aquatique. — Mêmes lettres que dans la figure précédente.

Fig. 3. Épiderme d'une feuille aérienne. — *st*, stomates; *c*, cellules épidermiques.

Fig. 4. Épiderme d'une feuille aquatique. — *c*, cellules épidermiques.

Fig. 5. Section transversale du limbe d'une feuille aquatique. — *ep*, épiderme; *m*, mésophylle.

Fig. 6. Section transversale d'une feuille aquatique à l'endroit d'une nervure. — *ep*, épiderme; *m*, mésophylle; *end*, endoderme; *li*, liber; *b*, vaisseau ligneux; *l*, lacunes; *g*, grains de chlorophylle; *p*, péricycle.

Fig. 7. Section transversale d'une feuille aérienne à l'endroit d'une nervure. — *ép*, épiderme; *st*, stomates; *m*, mésophylle; *end*, endoderme; *li*, liber; *p*, péricycle; *b*, vaisseaux ligneux.

Ranunculus aquatilis, fig. 8 et 9.

Fig. 8 et 9. Feuilles limbées retournant à la feuille laciniée. — *la*, laciniures; *li*, limbe.

Planche III.

Ranunculus aquatilis, fig. 10 et 11.

Fig. 10. Section transversale d'une division d'une feuille divisée aérienne. —

ep, épiderme sans chlorophylle; *st*, stomate; *pl*, cellules en palissade; *f*, faisceau libéro-ligneux; *b*, vaisseaux ligneux.

Fig. 11. Section transversale d'une division d'une feuille laciniée aquatique. — Mêmes lettres.

Alisma Plantago, fig. 12 à 14.

Fig. 12. Aspect général d'un pied de la forme *graminifolia*. Il est à remarquer que la plante a fleuri, bien qu'elle n'ait produit que des feuilles rubanées. — *fr*, feuilles rubanées; *t*, tiges florales; *fl*, fleurs.

Fig. 13. Aspect général d'un pied, moins profondément submergé, de la forme précédente. — *fr*, feuilles rubanées; *fa*, feuilles élargies en limbe, qui viennent flotter à la surface de l'eau comme des feuilles nageantes; *t*, tige florale; *fl*, fleurs.

Fig. 14. Aspect d'une feuille d'un pied aérien de la même plante.

Alisma natans, fig. 15.

Fig. 15. Aspect général d'un pied peu profondément submergé de cette espèce. — *fr*, feuilles rubanées submergées; *fi*, feuille intermédiaire entre les feuilles rubanées et les feuilles nageantes, présentant une ébauche de limbe; *fa*, feuilles nageantes; *fc*, feuille convolutée qui a déjà un limbe nettement différencié, quoiqu'elle soit à peine sortie du bourgeon; f_1a_1, autres feuilles nageantes qui se produisent sur les entre-nœuds successifs.

Rhyncolace varians, fig. 16 et 17.

Fig. 16 et 17. Montrant l'action du milieu aquatique se manifestant par la réduction du limbe autour des nervures et la laciniation de plus en plus grande.

Ouvirandra fenestralis, fig. 18 et 19.

Fig. 18. Jeune feuille dans laquelle le limbe subsiste encore en un certain nombre de points. — *l*, limbe; *n*, nervure. Grandeur naturelle.

Fig. 19. Feuille adulte dans laquelle le limbe n'existe plus. — Mêmes lettres que dans la figure précédente. Dessin égalant le tiers de la grandeur naturelle.

Potamogeton natans, fig. 20.

Fig. 20. Feuille linéaire aérienne. On voit que cette feuille ressemble à un pétiole d'une feuille dont le limbe aurait disparu.

Planche IV.

Myriophyllum verticillatum, fig. 21 et 22.

Fig. 21. Aspect extérieur d'une pousse aérienne. Les feuilles aériennes f_1 sont rigides, courtes. — *t*, tige ; *fl*, fleurs.

Fig. 22. Pousse aquatique. — *t*, tiges ; *f*, feuilles aquatiques.

Nymphœa rubra, fig. 23 à 25.

Fig. 23. Section transversale du limbe d'une feuille submergée. — *eps*, épiderme supérieur; *pl*, assise représentant ce que devient le tissu en palissade dans ces feuilles ; *l*, lacunes; *epi*, épiderme inférieur.

Fig. 24. Section transversale d'une nervure d'une feuille submergée. — Mêmes lettres que dans la figure précédente ; *p*, parenchyme ; *v*, vaisseaux du bois ; *li*, liber.

Fig. 25. Section transversale du limbe d'une feuille aérienne. — *pl*, tissu en palissade ; *p*, parenchyme lacuneux ; *st*, stomates.

Stratiotes aloides, fig. 26 et 27.

Fig. 26. Épiderme de la partie aquatique d'une feuille. — *gc*, grains de chlorophylle existant en grande abondance dans ces cellules.

Fig. 27. Épiderme de la partie aérienne d'une feuille. — *st*, stomates ; *n*, noyaux ; *l*, leucites.

Œnanthe Phellandrium, fig. 28 et 29.

Fig. 28. Feuille aérienne. — *n*, nervure médiane ; *f*, folioles secondaires.

Fig. 29. Feuille aquatique. Mêmes lettres.

Galium uliginosum, fig. 30 et 31.

Fig. 30. Section transversale d'une feuille aérienne. — *ep*, épiderme ; *pl*, parenchyme en palissade ; vaisseaux ligneux ; *li*, liber ; *end*, endoderme ; *p*, péricycle.

Fig. 31. Section transversale d'une feuille aquatique. — Mêmes lettres.

Planche V.

Mourera fluviatilis, fig. 32.

Fig. 32. Feuille aquatique. On y voit les découpures du limbe très accentuées.

Epilobium hirsutum, fig. 33 et 34.

Fig. 33. Section transversale de la feuille aquatique. — *ep*, épiderme; *pl*, tissu en palissade très peu développé; *m*, méats; *st*, stomates.

Fig. 34. Section transversale d'une feuille aquatique développée à l'abri de la lumière. On voit que le tissu en palissade et les leucites sont bien moins développés. — Mêmes lettres.

Sagittaria sagittæfolia.

Fig. 35. Forme *vallisneriifolia*, n'ayant que des feuilles rubanées *fr*.

Fig. 36. Feuille sagittée aérienne.

Fig. 37. Feuille sagittée aquatique.

Fig. 38. Section transversale d'une feuille sagittée aérienne. — *ep*, épiderme; *fl.l*, faisceau libéro-ligneux; *pl*, parenchyme en palissade; *pl*, parenchyme lacuneux; *l*, lacunes de la nervure médiane; *cs*, canaux sécréteurs plongés dans le parenchyme ou sous le tissu palissadique.

Fig. 39. Section transversale d'une feuille sagittée aquatique. — Mêmes lettres.

Fig. 40. Pied de Sagittaire montrant la position de la feuille sagittée submergée dans la suite des feuilles de la plante. — *r*, feuilles rubanées; *rs*, feuilles rubanées sagittées; *sp*, feuille spatulée qui succède à la feuille précédente qui indique une régression dans le développement; *s*, feuille sagittée aérienne qui se produit lorsque la plante s'est adaptée aux conditions nouvelles de développement.

Fig. 41. Individu ayant produit, après un petit nombre de feuilles submergées *r*, des feuilles cordées nageantes *c*.

Planche VI.

Sagittaria sagittæfolia, fig. 42 à 52.

Fig. 42. Individu dont presque toutes les feuilles sont aériennes. — *rs*, feuilles rubanées submergées; *r.a*, feuille rubannée aérienne; *rsp*, feuille rubanée tendant à s'élargir en spatule à son extrémité; *c*, feuille cordée aérienne; *s*, feuille sagittée entièrement aérienne; *ni*, niveau de l'eau.

Fig. 43. Feuille spatulée aérienne.

Fig. 44. Feuille cordée aérienne dont le limbe est encore dans le même plan que le pétiole.

Fig. 45. Feuille cordée aérienne dont le limbe commence à se courber par rapport au pétiole.

Fig. 46. Feuille sagittée convolutée, qui a cette forme de flèche alors qu'elle est encore dans l'eau.

Fig. 47. Section transversale du limbe d'une feuille rubanée aquatique. — *ep*, épiderme; *cl*, cloisons; *l*, lacunes.

Fig. 48. Section transversale du limbe d'une feuille rubanée aérienne. — *pl*, parenchyme en palissade; *tl*, tissu lacuneux; *ep*, épiderme qui contient encore un peu de chlorophylle.

Fig. 49. Section transversale du faisceau médian d'une feuille aquatique. — *v*, vaisseaux non lignifiés; *p*, péricycle; *li*, liber.

Fig. 50. Section transversale du faisceau médian d'une feuille aérienne. — Mêmes lettres.

Fig. 51. Feuille aquatique. — *l*, lacune; *ep*, épiderme; *cs*, canal sécréteur au contact de l'épiderme; *f*, petit faisceau de la nervure médiane.

Fig. 52. Aspect du liber d'une feuille aquatique. — *li*, liber; *p*, péricycle.

RECHERCHES

SUR

L'ORIGINE ET LE DÉVELOPPEMENT DES RACINES LATERALES

CHEZ LES DICOTYLÉDONES

Par M. Ad. LEMAIRE.

INTRODUCTION.

Je me suis proposé d'étudier dans ce travail, inspiré par mon maître M. Le Monnier, l'origine et le développement des racines latérales chez les Dicotylédones.

Mon but a été de rechercher quelles sont les régions de la tige qui contribuent à produire des racines latérales, et comment se comportent ces régions pour engendrer les différents systèmes de tissus (cylindre central, écorce, assise pilifère et coiffe) de ces organes.

J'ai suivi ainsi les premiers stades de développement des racines, jusqu'à l'apparition des premiers éléments vasculaires, destinés à relier les racines à la tige.

Le peu de documents relatifs à cette question m'a engagé à entreprendre de telles recherches.

Une étude approfondie sur l'origine des racines latérales a été faite dans ces dernières années par M. L. Mangin, mais l'auteur n'a eu en vue que les Monocotylédones.

Personne n'a, à ma connaissance, suivi les phases d'évolution des racines chez les Dicotylédones, depuis le naturaliste allemand, M. Reinke, qui a consigné le résultat de ses travaux dans une courte note parue en 1868.

Comme un tel sujet demande quelques développements, je

l'ai limité à l'étude des racines latérales, de celles qui se produisent normalement dans certaines plantes.

J'ai laissé de côté l'examen des racines adventives qui naissent de bouture et de marcotte. Aussi ne devra-t-on pas être étonné de ne pas voir mentionnés dans ce mémoire les auteurs qui se sont occupés spécialement de ce point particulier de l'histoire des racines.

HISTORIQUE.

Le premier travail de quelque importance concernant l'origine des racines adventives est dû à M. Trécul (1). Ce naturaliste a eu principalement pour but de rechercher la situation qu'affectent les racines, et l'insertion des faisceaux ligneux de ces organes sur ceux de la tige.

M. Trécul signale quatre modifications principales dans l'insertion des racines adventives.

Tantôt elles s'insèrent vis-à-vis des rayons médullaires (*Hedera helix*, *Vinca minor*), tantôt à la surface d'une couche ligneuse dépourvue de rayons médullaires (*Urtica dioica*). Ailleurs elles naissent sur un faisceau fibro-vasculaire avec lequel leurs faisceaux sont en communication (*Lamium purpureum*, *Nuphar lutea*), ou loin des faisceaux avec lesquels leurs vaisseaux les mettent en communication (*Primula*).

Le même auteur a étudié aussi la façon dont se produisent les vaisseaux de la racine. Il les a toujours vus naître « au contact du système fibro-vasculaire de la tige et s'introduire ensuite dans le rudiment de la racine; jamais les vaisseaux ne naissent dans la racine et ne se dirigent plus tard vers les vaisseaux de la tige pour se mettre en communication avec eux ».

Ce travail ne contient que des indications peu précises au sujet du mode de formation et de développement des racines.

(1) Trécul, *Origine des racines adventives* (*Ann. sc. nat.*, 3e série, t. V, VI, 1846).

Pour M. Trécul, les racines s'organisent sous l'aspect « d'une matière gélatiniforme, épanchée entre l'écorce et les faisceaux ».

Ce savant n'a pas fait ressortir dans quelle zone cellulaire les racines prennent naissance. Il n'a pas suivi l'évolution des différents tissus de la racine. Les proéminences mamelonnées qu'il considère comme l'origine des racines adventives, ne sont point les débuts des racines, elles sont le résultat d'un cloisonnement déjà avancé d'une région génératrice spéciale que ce naturaliste n'a pas mise en évidence.

Ces données insuffisantes, fournies par M. Trécul, proviennent sans doute des connaissances incomplètes que possédait la science à cette époque sur la structure générale de la tige.

A ce moment aussi les travaux de MM. Nägeli et Leitgeb, et de M. Van Tieghem, qui établissaient définitivement la constitution anatomique de la racine, n'avaient pas encore fait leur apparition. On n'avait encore aucune idée sérieuse au sujet de l'accroissement terminal, du méristème primitif des racines.

Les premières tentatives faites en vue de préciser le lieu de formation des racines adventives sont dues à M. Reinke, élève de M. Hanstein. Celui-ci étudia le sommet végétatif des racines chez les Phanérogames.

M. Reinke, qui s'occupa aussi, comme son maître, de l'accroissement terminal des racines, fut conduit par ce genre d'études à rechercher l'origine des radicelles, et à suivre les phases diverses de développement de leurs tissus depuis le début de leur formation. Ces travaux l'ont mis à même d'entreprendre des recherches sur la naissance des racines adventives dans la tige des Phanérogames (1).

Il essaya d'établir dans quelle région de la tige s'organisent les racines, et comment se comporte cette région pour fournir les différents tissus dont elles sont composées.

(1) Reinke, *Untersuchungen über Wachtstumsgechichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel* (*Bot. Abhand. von Hanstein*, IV, 1871, p. 41).

Le savant allemand signale deux modes différents de formation des racines adventives, suivant qu'elles naissent en face des faisceaux ou dans leurs intervalles.

Dans le premier cas (*Veronica Beccabunga*, *Lysimachia Nummularia*), les racines tirent leur origine de l'assise la plus externe du liber mou. Cette assise joue alors le rôle du péricambium des racines dans la formation des radicelles. Dans le second cas, c'est la rangée de cellules externes provenant d'un anneau de cambium interfasciculaire qui engendre ces organes.

M. Reinke a d'autre part étudié la formation des divers tissus des racines aux dépens de l'assise génératrice. Il prétend que les racines se développent d'après les mêmes processus que les radicelles : que, pour engendrer une racine adventive, les cellules de l'assise cellulaire primitive remplies de protoplasma se partagent chacune par une cloison tangentielle, pour fournir deux étages, dont l'externe produit le dermatogène, tandis que l'interne est destiné à constituer le plérome et le périblème.

Ainsi, d'après ce savant, la coiffe de la racine naîtrait d'une assise cellulaire périphérique, résultant du dédoublement d'une couche génératrice provenant soit du liber, soit du cambium interfasciculaire, tandis que l'écorce et le cylindre central de la racine auraient pour origine commune l'assise la plus profonde.

M. Reinke s'est mépris sur la nature de la région qui engendre les racines adventives faisant face aux faisceaux caulinaires. Admettant, comme ses contemporains, que l'écorce primaire est la zone de tissus comprise entre l'épiderme et le bord externe du liber des cordons libéro-ligneux, ce naturaliste fut naturellement porté à regarder comme libérienne une assise de cellules qui, dans le *Veronica Beccabunga*, possèdent des parois épaissies, d'aspect nacré, comme en présentent les éléments du véritable liber sous-jacent. La taille de ces cellules est toutefois plus considérable, et elles sont dépourvues de ponctuations grillagées. Comme cette assise se

distingue nettement, grâce à l'épaississement des membranes de ses cellules, de l'assise qui l'entoure immédiatement, et qui est composée de cellules munies de parois minces, semblable à celle de l'écorce, M. Reinke considéra comme tissu cortical toute la zone cellulaire étendue entre l'épiderme et les éléments épaissis, et rapporta ces derniers au liber.

On verra dans le cours de ce travail que l'assise génératrice des racines, considérée par M. Reinke comme faisant partie du liber, est distincte de ce tissu et correspond dans la tige au péricambium de la racine.

Une pareille confusion était inévitable à cette époque, où l'on n'avait pas encore constaté les traits généraux de ressemblance qui existent entre la structure de la tige et celle de la racine. On n'avait pas encore reconnu dans la tige la présence d'un cylindre central et d'une écorce, offrant des caractères aussi tranchés que ceux qu'ils possèdent dans la racine. L'existence d'une couche homologue au péricambium de la racine n'avait pas encore été mise en évidence dans la tige.

La première démonstration de l'existence dans la tige d'un endoderme et par suite d'un cylindre central distinct d'une écorce, a été faite par M. Van Tieghem dans son travail sur les canaux sécréteurs paru en 1872 (1). Ce savant trouva en effet dans le *Tagetes patula* que « la couche protectrice de la racine se prolonge dans la tigelle et dans toute l'étendue de la tige et des branches avec tous les caractères qu'elle possède dans la racine. Ses cellules présentent sur chaque face latérale de courts plissements échelonnés. » Ce fait établit que « la tige est, comme la racine, et dans toute son étendue, composée d'un cylindre central et d'un parenchyme cortical limité en dehors par un épiderme, en dedans par une membrane protectrice ou endoderme ». M. Van Tieghem a recherché aussi dans la tige le péricambium de la racine. Il constata que « à l'entrée même de la tige, la membrane rhizogène s'arrête

(1) Van Tieghem, *Canaux secréteurs des plantes* (*Ann. sc. nat*, t. XVI, 1872, p. 111-112).

brusquement en dehors des faisceaux libéro-ligneux qui viennent désormais appuyer directement leurs cellules libériennes les plus externes contre les cellules protectrices ; mais elle se continue dans l'intervalle entre les faisceaux pour donner naissance par son bord externe aux racines adventives ».

Ainsi, pour lui, le péricambium de la racine se prolonge dans la racine, mais pas en totalité, il est interrompu en face des faisceaux libéro-ligneux. M. Van Tieghem considérait alors comme libérien le sclérenchyme étendu entre l'endoderme et le liber mou. Ce naturaliste a modifié plus tard son opinion au sujet de la manière d'être de l'assise rhizogène dans la tige.

Les recherches de M. Falkenberg (1) sur les Monocotylédones eurent pour résultat d'établir nettement la limite interne de l'écorce et l'existence d'un cylindre central dans la tige de ces plantes.

Il constata principalement dans les rhizomes la présence d'un endoderme offrant les caractères de celui de la tige et reconnut qu'il existe à la périphérie du cylindre central une couche qui correspond par sa situation et par son rôle générateur des racines adventives au péricambium de la racine.

M. L. Mangin (2) fut amené, par ses travaux sur l'origine des racines adventives chez les Monocotylédones, à étudier la structure générale de la tige dans ce groupe de végétaux.

Il confirma les vues de M. Falkenberg, auxquelles il donna un appui plus solide par des considérations basées sur le développement des tissus et l'anatomie.

Ses recherches le portèrent à distinguer deux régions bien tranchées : l'écorce et le cylindre central.

« L'écorce est la région périphérique de la tige, caractérisée par un développement centripète, tandis que le corps central est caractérisé par un développement centrifuge. »

(1) P. Falkenberg, *Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotylen*. Stuttgart, 1876.

(2) L. Mangin, *Origine et insertion des racines adventives et modification corrélative de la tige chez les Monocotylédones* (*Ann. sc. nat.*, 6e série, t. XIV, 1882).

M. Mangin a démontré que dans les tiges pourvues de racines la limite entre ces deux régions est constituée dans l'état jeune par une assise de cellules qui sont en concordance avec les cellules de l'écorce, mais alternent avec les cellules sous-jacentes qui appartiennent alors au cylindre central.

Les éléments de cette assise, pourvus primitivement de parois minces, acquièrent ensuite un cadre de plissements identiques à ceux que l'on observe dans les cellules de l'endoderme de la racine.

Ce naturaliste a mis aussi en évidence que le cylindre central commence par une couche de cellules qui, d'après l'examen des plantules de germination, n'est que la continuation dans la tige du péricambium de la racine.

C'est à cette couche périphérique du cylindre central que M. Mangin attribue le rôle le plus important dans la formation des racines adventives. Cette assise produirait par la multiplication active de ses cellules, le cylindre central, l'écorce et l'assise pilifère, tandis que la coiffe tirerait son origine de quelques assises internes de l'écorce caulinaire.

Cette assise périphérique n'est pas seulement destinée à organiser la majeure partie des tissus des racines, mais a aussi pour fonction de constituer une couche génératrice spéciale, qui se différencie plus tard en un réseau de faisceaux libéro-ligneux sur lequel vient s'insérer le système conducteur des racines, et qui sert à établir la communication entre ce système et les faisceaux de la tige. C'est à raison de la propriété que possède l'assise périphérique de former le réseau radicifère que M. Mangin l'a désignée sous le terme de *couche dictyogène*.

M. Van Tieghem, tenant compte des travaux publiés depuis l'apparition de son mémoire sur les canaux sécréteurs, et aussi d'observations personnelles, généralise dans son *Traité de botanique* (1) les vues qu'il avait exprimées six ans auparavant au sujet de la structure de la tige du *Tagetes patula*.

(1) Van Tieghem, *Traité de Botanique*, 1882, p. 731 et suiv., 744.

Il donne la description suivante de l'anatomie générale de la tige :

« La tige se montre composée d'un *épiderme* muni de stomates, entourant une *écorce* mince, laquelle, à son tour, enveloppe un large *cylindre central.*

» L'écorce est un parenchyme formé de cellules à parois minces... On n'y observe pas d'ordinaire cette zone interne formée de cellules disposées à la fois en séries rayonnantes et en cercles concentriques qui est si fréquente dans la racine; l'assise la plus interne n'en offre pas moins tous les caractères assignés à l'endoderme.

» Le cylindre central commence par une assise de cellules alternes avec celles de l'endoderme, dont la membrane mince et sans plissements n'est pas subérifiée. C'est l'*assise périphérique* de ce cylindre. Contre cette assise sont adossés en cercle un certain nombre de faisceaux... séparés latéralement par un parenchyme à parois minces, qui remplit aussi toute la région centrale et dont l'assise périphérique n'est en somme que la rangée la plus externe. La région centrale de ce parenchyme, limitée en dehors par la circonférence inscrite aux bords internes des faisceaux, où les cellules sont plus larges et laissent entre elles de plus grands méats, est la *moelle;* on nomme *rayons médullaires* les prolongements rayonnants qui séparent latéralement les faisceaux et qui se réunissent en dehors d'eux par l'assise périphérique. Moelle, rayons médullaires, assise périphérique ne sont que les diverses parties d'un seul et même tissu, qui est le parenchyme conjonctif central. »

M. Van Tieghem signale plus loin quelques modifications de l'assise périphérique, qui est tantôt entièrement parenchymateuse, tantôt partagée en deux zones, dont l'externe scléreuse est adossée à l'endoderme, tandis que l'interne est parenchymateuse (Cucurbitacées, Silène, etc.) et se convertit ailleurs (Monocotylédones) en un anneau de sclérenchyme.

C'est à cette couche que ce savant rapporte les cordons de sclérenchyme qui s'étendent entre l'endoderme et le liber mou

des faisceaux libéro-ligneux, et qu'il avait autrefois considérés comme appartenant au liber.

M. Van Tieghem a désigné plus tard (1) cette couche périphérique du cylindre central sous le nom de *péricycle*, que nous adopterons dans le cours de ce travail.

Pour ce qui concerne l'origine des racines adventives chez les Phanérogames, M. Van Tieghem se range à l'opinion formulée par M. Mangin, au sujet des racines adventives des Monocotylédones. Il fait dériver ces organes du *péricycle*.

Ajoutons, pour terminer cet exposé historique, que M. Hansen (2) a découvert chez les Crucifères un mode de formation de racines bien différent de celui que l'on observe habituellement. Il a constaté qu'elles se produisent à l'aide de cloisonnements des tissus superficiels de la tige, en un mot qu'elles ont une origine exogène.

Personne n'a, à ma connaissance, étudié depuis M. Reinke, les phases d'évolution des racines adventives chez les Dicotylédones. Ce sujet méritait cependant de nouvelles observations, d'autant plus qu'une partie des conclusions auxquelles était arrivé le savant allemand, concernant l'origine des tissus des radicelles, conclusions qu'il applique aussi aux racines adventives, ont été considérées comme erronées par M. Janczewski (3).

Ce dernier a reconnu dans certaines Dicotylédones (*Fagopyrum esculentum*, *Helianthus*) la justesse des idées émises par M. Reinke sur la production des radicelles par le péricambium des racines-mères; mais l'accord ne subsiste plus au sujet du développement des radicelles.

Pour M. Janczewski, un arc de cellules péricambiales se partage en deux étages par des cloisons tangentielles; l'étage

(1) Ph. Van Tieghem, *Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées* (*Bull. Soc. bot. de France*, 1882, t. XXIX, p. 280).

(2) Ad. Hansen, *Vergleichende Untersuchungen ueber Adventivbildungen bei den Pflanzen* (*Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesellsch.*, XII, Frankfurt).

(3) Janczewski, *Développement des radicelles dans les Phanérogames* (*Ann. sc. nat.*, 5e série, t. XX, 1874).

interne ne fournit point le cylindre central et l'écorce des radicelles, comme l'a soutenu M. Reinke, mais seulement le corps central de ces organes. Leur écorce, ainsi que leur assise pilifère et leur coiffe proviendraient de l'étage externe.

On remarquera, dans le cours de ce mémoire, que nos résultats concordent avec ceux qu'a constatés M. Janczewski sur les radicelles.

MANIÈRE DE TRAITER LES COUPES.

Mes recherches ont été faites sur des portions de tiges placées quelque temps dans l'alcool de façon à durcir les tissus jeunes.

J'ai généralement employé des plantes dont les racines s'insèrent perpendiculairement à l'axe de la tige, afin d'étudier leur développement sur des sections transversales. Ce n'est que dans des cas exceptionnels, particulièrement dans l'examen de l'insertion vasculaire des racines, que j'ai eu recours à des sections longitudinales de tige.

Le procédé qui consiste à observer, sans préparation spéciale, les tranches traitées préalablement par l'alcool et mises ensuite dans la glycérine ne m'a, en général, pas fourni de bons résultats. C'est qu'en effet, l'alcool, en contractant le protoplasma et diminuant par suite le volume des cellules jeunes, ne permet pas toujours de saisir les faibles différences d'épaisseur entre les membranes cellulaires. L'opacité du contenu et quelquefois sa coloration empêchent souvent d'obtenir l'observation complète de plusieurs plans.

Le chlorure de calcium employé par M. Treub et M. Flahaut dans leurs recherches sur l'accroissement terminal des racines, présente aussi le même inconvénient que l'alcool.

La diminution de volume produite par l'alcool devient très gênante quand les cellules génératrices des racines sont déjà très petites à l'état normal. Mais ce qui met surtout un obstacle sérieux à l'étude du développement, c'est la présence

du tanin; cette substance forme au contact du rasoir une coloration noire qui masque les détails de structure.

J'ai été obligé de rechercher une méthode s'appliquant à presque tous les cas et capable de fournir des indications bien nettes au sujet des variations d'épaisseur des parois cellulaires. La mise en évidence de ces différences d'épaississement a ici quelque valeur, puisque la limite entre le cylindre central et l'écorce de la racine est quelquefois marquée par une ligne plus accentuée que le contour des éléments environnants. Comme la conservation du protoplasma et du noyau n'est nécessaire que dans la recherche de points particuliers, j'ai songé à les faire disparaître. Je me suis servi tout d'abord d'une solution de potasse qui détruit le noyau et dissout en partie le protoplasma; mais cette substance présente plusieurs inconvénients. Elle rend les préparations trop transparentes et on peut alors confondre des cellules placées sur différents plans. Il est vrai qu'en colorant fortement les parois cellulaires seules, on éviterait cette confusion; malheureusement ce réactif laisse subsister plusieurs colorations normales des membranes souvent fort gênantes, elle ne décolore qu'imparfaitement le tannate de fer formé dans les cellules.

Le produit qui m'a donné les meilleurs résultats est la solution d'*hypochlorite de soude* connue sous le nom d'*Eau de Labarraque* (1). En même temps qu'elle détruit les matières colorantes, elle dissout le noyau et le protoplasma, mais laisse intactes les membranes des cellules, si le contact n'est pas trop prolongé. Les coupes sont placées dans cette solution jusqu'à décoloration complète. On les y laisse séjourner environ quinze

(1) M. Strasburger indique l'*eau de Javelle* comme favorisant les observations des méristèmes, dans l'édition française de son *Manuel technique d'anatomie végétale*, qui vient d'être publiée (traduction par Godfrin, Paris, Savy).

Ce procédé n'est pas signalé dans l'édition allemande de 1884.

J'employais déjà avec succès, à cette époque, l'hypochlorite de soude. C'es grâce à cette substance que j'ai pu obtenir les premiers résultats de mes recherches, publiés en janvier 1883 (*Note sur l'origine des racines latérales chez les Dicotylédones*, in *Bull. Soc. bot. de France*, t. XXX, 1883, p. 283). I est vrai que je n'ai point publié jusqu'ici cette méthode.

à vingt minutes. On peut même faire durer cette action une ou deux heures sans inconvénients. Au sortir de ce liquide, les préparations sont transparentes et ne peuvent être observées avec fruit en cet état. Il est nécessaire de colorer les membranes avec intensité.

La meilleure matière colorante est le *brun d'aniline*. Cette substance se porte indistinctement sur toutes les parties de la cellule, mais, comme le protoplasma et le noyau n'existent plus, on peut y recourir avec avantage. Il est facile d'obtenir avec elle une coloration très prononcée. Je l'emploie à l'état de solution très foncée (3 à 4 pour 100) dans l'alcool absolu. Les préparations, lavées plusieurs fois à l'eau distillée, sont transportées dans quelques gouttes du liquide précédent. On laisse agir pendant quelques minutes, puis elles sont passées pendant quelques secondes dans de l'alcool absolu pour les débarrasser de l'excès de matière colorante. On les plonge ensuite dans l'essence de girofle jusqu'à ce qu'elles aient acquis la transparence désirable. Elles sont enfin montées sur porte-objet dans du baume de Canada, auquel on a ajouté antérieurement une petite quantité d'essence de girofle pour le rendre plus fluide.

Les préparations ainsi traitées sont remarquables de netteté. Elles peuvent se conserver parfaites pendant assez longtemps. Des préparations faites depuis trois ans n'ont encore subi aucune altération. Le montage dans la glycérine ne convient pas, car les objets perdent une partie de leur coloration au bout d'un temps très court.

Ce procédé peut s'appliquer à l'étude de tous les méristèmes.

EXPOSÉ DES RECHERCHES.

J'avais d'abord pensé décrire l'origine et le développement des racines dans quelques plantes prises dans les familles les plus importantes, en suivant dans ces descriptions l'ordre naturel des familles. Mais comme des plantes appartenant à des

familles éloignées présentent dans leurs racines un mode général de développement identique, une semblable méthode expose à de nombreuses redites. Il m'a semblé préférable d'étudier avec quelques détails les types les plus saillants de formation de racines, sauf à grouper à la suite de la description étendue de ces types, les cas qui s'en rapprochent le plus et ne s'en distinguent que par des particularités de moindre valeur. J'ai alors signalé sommairement ces modifications secondaires.

Les grandes divisions établies dans ce travail sont fondées sur la nature des régions de la tige qui produisent les racines et sur le rôle que jouent ces régions dans la production des divers tissus des racines.

Les modifications nombreuses qu'offrent les racines dans leur origine et l'évolution de leurs tissus peuvent se grouper sous cinq chefs principaux :

I. — *Racines naissant aux dépens du péricycle de la tige qui forme tous les tissus de la racine.*

II. — *Racines engendrées par le péricycle et les assises internes de l'écorce, le péricycle produisant le cylindre central, les assises corticales internes de la tige étant génératrices des autres tissus de la racine.*

III. — *Racines formées par un méristème de nature non péricyclique.*

IV. — *Racines dont le cylindre central n'est point formé par le péricycle, mais par une couche plus profonde, et dont l'écorce et la coiffe sont seules développées par le péricycle.*

V. — *Racines d'origine exogène.*

I. — Racines dont le cylindre central, l'écorce, l'assise pilifère et la coiffe prennent naissance aux dépens du péricycle de la tige.

Ce groupe est le plus nombreux. On peut y distinguer deux subdivisions, d'après la position qu'affectent les racines par rapport aux faisceaux libéro-ligneux de la tige.

Tantôt les racines naissent en face ou sur le flanc d'un faisceau, tantôt dans l'intervalle de deux faisceaux.

I. — Racines naissant en face ou sur le flanc de faisceaux de la tige.

Les plantes qui ont pour caractère de produire des racines adventives soit en face, soit sur le flanc de leurs faisceaux libéro-ligneux, sont moins nombreuses que celles qui en fournissent dans l'intervalle des faisceaux.

Si j'ai accordé la première place à leur étude, c'est qu'elles montrent avec la plus grande netteté la part active qui revient au péricycle dans la formation des racines. Comme cette région se multiplie seule au début pour constituer les ébauches des tissus, comme les éléments de liber sous-jacents, toujours distincts par leur forme des cellules péricycliques, ne subissent pendant longtemps aucun changement, il est alors facile, en raison même de la démarcation qui subsiste pendant longtemps entre les produits dérivés du péricycle et du liber, de se rendre compte de la naissance des tissus de la racine.

J'ai choisi comme base de mes descriptions le *Veronica Beccabunga*, parce que l'on peut y suivre sans difficulté l'origine et les phases d'évolution des tissus de la racine, qui apparaissent de bonne heure nettement séparés les uns des autres. J'ai été en outre guidé dans ce choix par l'obligation de contrôler les résultats signalés par M. Reinke sur une des plantes qui ont fait l'objet des recherches de ce naturaliste.

Veronica Beccabunga L.

Les racines latérales de cette plante naissent en grand nombre aux nœuds et dans l'intervalle des faces d'insertion des deux feuilles opposées. On rencontre des racines aussi

bien au-dessus qu'au-dessous de l'origine apparente des feuilles.

Si l'on examine une section transversale de la tige au niveau où se produisent des racines, on y trouve la structure suivante :

La surface de l'organe est recouverte d'une assise de cellules épidermiques carrées ou rectangulaires. Au-dessous de l'épiderme est une zone épaisse de tissu cortical. Les cellules qui entrent dans la constitution de ce dernier sont presque toutes arrondies ou irrégulièrement polygonales ; elles laissent entre elles de petits méats et renferment la plupart des grains de chlorophylle. Un grand nombre de ces cellules sont disposées sans ordre. Il faut en excepter quelques rangées d'éléments qui occupent la région interne de ce tissu. Là, en effet, les cellules sont arrangées en files radiales régulières. Leur forme est aussi différente : elles ont l'aspect de rectangles dont les grands côtés sont tangentiels, elles possèdent des grains d'amidon dans leur intérieur. Bien que l'assise interne de l'écorce ne possède point de plissements sur ses faces latérales, elle est bien distincte du cylindre central sous-jacent. Les éléments qui sont à la périphérie de ce dernier se reconnaissent facilement de l'endoderme par l'absence d'amidon. Ils alternent, en outre, presque tous avec les cellules corticales internes.

Le centre du cylindre central est occupé par une moelle volumineuse dont les cellules arrondies et polyédriques présentent entre elles des méats.

Autour de cette moelle s'étend une zone de bois composée seulement dans les parties jeunes de la tige de quelques vaisseaux spiralés, séparés les uns des autres par de courts espaces, comblés par de petites cellules à parois minces. Le bois forme donc ici un anneau continu. On remarque un anneau de cambium, à la partie externe du bois, puis plus en dehors une zone de liber.

Le liber est constitué par de petits éléments qui ne laissent entre eux aucun méat. Ces éléments libériens ne se trouvent

pas en contact direct avec la rangée cellulaire interne de l'écorce, ils en sont séparés par une assise de cellules spéciales. On ne peut, comme l'a fait M. Reinke (1), considérer cette assise comme appartenant au liber. Les cellules ont une forme et une structure différentes des éléments libériens. Leur taille est plus considérable et en outre elles n'offrent point de ponctuations grillagées sur leurs parois.

C'est à cette couche périphérique du cylindre central, distincte du liber sous-jacent, que M. Van Tieghem a réservé le terme de *péricycle*.

Si l'on pratique plusieurs coupes successives transversales à travers un nœud dans lequel se sont produites des racines bien développées, mais qui sont encore renfermées dans le tissu cortical et ne sont plus séparées de la surface de la tige que par l'épiderme, on y trouvera une ou plusieurs sections longitudinales radiales de racines.

Les tissus de chaque racine sont très peu différenciés à cet état. On ne rencontre de vaisseaux bien constitués qu'à la base de la racine.

Chaque racine est composée en majeure partie de méristème. Son cylindre central s'accroît aux dépens de cellules-mères spéciales, bien distinctes des cellules génératrices des autres systèmes de tissu. Il est nettement séparé du tissu cortical dans toute son étendue par une ligne un peu épaissie. Ce cylindre central, large à sa base, diminue insensiblement de diamètre vers son sommet, qui est arrondi. Il se forme à l'aide de trois cellules initiales terminales. Les vaisseaux n'existent qu'environ dans le tiers inférieur de sa hauteur; dans son autre partie, il est seulement constitué par des cellules riches en protoplasma.

Le tissu cortical se distingue aussi très nettement de la coiffe. Il est composé de cellules rectangulaires, allongées dans le sens de la longueur de l'organe. Ces cellules sont superposées les unes aux autres, de façon à produire des files

(1) Reinke, *loc. cit.*

longitudinales régulières. Le nombre de ces rangées décroît vers l'extrémité de la racine. On en compte 15 à 20 dans les points où ce tissu acquiert la plus grande épaisseur. L'écorce est engendrée par deux cellules initiales, placées chacune de chaque côté de l'axe de l'organe.

L'assise pilifère et la coiffe tirent leur origine d'un groupe de cellules communes qui sont directement appuyées contre l'écorce. La coiffe offre 7 à 8 assises superposées et emboîtées les unes dans les autres. Chaque assise est formée de petites cellules rectangulaires ; leur nombre est d'autant plus considérable que ces cellules appartiennent à une assise plus externe.

Les vaisseaux de la racine s'insèrent sur les vaisseaux spiraux de la tige qui lui font face. Toutefois les trachées de la racine ne se raccordent point directement avec celles de la tige. La liaison vasculaire s'effectue entre ces deux organes à l'aide d'un petit massif de courtes cellules irrégulières, munies de parois épaissies, lignifiées et réticulées. Cet amas s'appuie contre la périphérie du bois caulinaire et est situé au niveau du cambium. C'est sur lui que prennent naissance les vaisseaux spiraux de la racine.

La structure de la tige et du méristème primitif des racines adventives étant connue, examinons maintenant dans quelle région de la tige se forment ces racines et comment se comporte cette région pour produire les différents tissus.

Une racine tire son origine de l'assise périphérique du cylindre central de la tige, du péricycle. La dernière assise de l'écorce, joue, il est vrai, un rôle dans la production de cet organe ; mais sa fonction est très restreinte, puisque, comme on le verra plus tard, elle ne sert qu'à constituer une assise qui revêt la coiffe.

Le début de la formation d'une racine est marqué par l'augmentation de diamètre de quelques cellules placées côte à côte. Ces cellules, remplies de protoplasma granuleux, s'allongent dans le sens radial. Cet accroissement n'a pas lieu avec la même intensité dans toutes les cellules de l'arc du

péricycle. Les éléments médians de cet arc s'agrandissent plus que les latéraux. Ce phénomène est bientôt suivi de la division de chacune de ces cellules, qui s'opère à l'aide d'une cloison tangentielle. Le partage commence à s'effectuer dans la région moyenne, puis gagne successivement les éléments latéraux.

Ce mode de cloisonnement a pour but l'établissement de deux nouvelles rangées cellulaires superposées dans le sens radial. La figure 5 (pl. VII) donne une idée de cette disposition.

Elle représente l'assise interne de l'écorce de la tige, en dehors de laquelle s'étendent deux assises de parenchyme cortical, *pc*. La portion de péricycle *p* est composée d'une assise unique aux deux extrémités droite et gauche de la figure, mais montre au milieu quelques cellules segmentées par une cloison tangentielle, de façon à produire deux assises nouvelles, p^1 et p^2.

Quelle est la destination de ces deux rangées cellulaires provenant du dédoublement du péricycle ?

Pour M. Reinke (1), la coiffe et l'assise pilifère se formeraient aux dépens de l'assise externe résultant d'un premier cloisonnement cellulaire, tandis que l'écorce et le cylindre central proviendraient des divisions répétées de l'assise profonde. Pour la plante qui nous occupe en ce moment, l'étage interne, d'après l'opinion générale du naturaliste allemand, serait l'origine du périblème et du plérome, quand, au contraire, les deux autres étages produiraient les autres systèmes de tissus. Mes observations me portent à rejeter les assertions de M. Reinke; elles concordent, en revanche, avec les résultats obtenus par M. Janczewski (2) sur la formation des radicelles du *Fagopyrum esculentum*.

L'étude des phases successives du développement établit, en effet, d'une façon positive que l'assise interne donne à elle

(1) Reinke, *loc. cit.*
(2) Janczewski, *loc. cit.*

seule le cylindre central de la racine, tandis que l'assise externe primitive, en subissant un nouveau dédoublement, fournit d'une part le tissu cortical, d'autre part la coiffe et l'assise pilifère : le premier système ayant pour point de départ l'étage moyen, tandis que les deux autres s'édifient à l'aide de divisions qui se répètent un grand nombre de fois dans l'étage externe. En effet, peu après l'apparition des deux assises ci-dessus mentionnées, les cellules de la rangée interne s'allongent et se multiplient ensuite (fig. 6, *a*). Ces partitions se manifestent avec plus d'activité dans les cellules de la région médiane que dans les éléments latéraux. La conséquence de cette inégalité dans les partitions successives est la création d'un mamelon qui proémine à la périphérie du cylindre central de la tige. Il est primitivement limité à sa surface par une ligne courbe à convexité externe. Cette saillie peu prononcée à l'origine, continue à s'agrandir; toutefois cet accroissement s'effectue principalement aux dépens de trois ou quatre cellules moyennes. Les cellules médianes s'accroissent d'abord dans la direction radiale de façon à atteindre une longueur deux ou trois fois plus grande que leur largeur; puis des cloisons, les unes transversales, les autres obliques, se produisent dans leur cavité. Plus tard des cloisonnements longitudinaux s'y établissent. Les cellules nouvellement formées se comportent de la même façon. Cette multiplication se poursuivant, il s'ensuit que cette portion de la racine prend la forme d'un cône de plus en plus allongé (pl. VIII, fig. 8, 9, *cc*). Ce cône, large à sa base, se rétrécit insensiblement vers son sommet, qui est arrondi.

Lorsque ce cylindre central est bien constitué, on trouve à son extrémité trois cellules initiales. Depuis son origine jusqu'à son développement complet, ce système se distingue très nettement des couches qui le revêtent et qui proviennent de la multiplication de la rangée externe née du péricycle. Sa limite externe est marquée par un trait accentué. On ne peut voir, dans ce système, que le représentant du cylindre central de la racine.

Dès que quelques partitions se sont opérées dans l'assise interne, les cellules de la rangée périphérique se segmentent à leur tour par une cloison tangentielle. Ce mode de prolifération ne s'étend pas à toutes les cellules de cette rangée. Un ou deux éléments situés à chaque extrémité de cette assise restent indivis, au moins pendant quelque temps. Il naît ainsi deux étages nouveaux *co* et *ec* (fig. 7), dont l'un, *co*, est externe. Un état plus avancé montre la division des cellules de l'étage interne. Il se produit d'abord dans celui-ci des cloisons radiales. Une cloison tangentielle s'établit dans les éléments latéraux, dans ceux, en un mot, qui environnent la base du cylindre central de la racine déjà bien accusée à cette époque.

Une semblable segmentation s'opère successivement dans les cellules moyennes. Cependant les deux cellules médianes de cet étage, maintenant voisines de l'axe de la jeune racine, ne subissent à aucun âge de partage tangentiel : elles ne font que se diviser dans une direction radiale. Le développement ultérieur se fait au moyen de nouvelles cloisons parallèles aux précédentes (fig. 8 et 9), et qui naissent en dedans des anciennes. Cette sorte de division se répète un grand nombre de fois dans la direction centripète. Ce phénomène engendre ainsi un tissu spécial et en augmente le nombre des assises. Comme tout nouveau cloisonnement s'étend beaucoup moins dans le sens de la longueur de la racine que celui qui l'a précédé, qu'il s'arrête dans des cellules plus éloignées de l'extrémité de l'organe, il s'ensuit que le nombre des assises va en croissant du sommet vers la base de la racine.

Les partitions longitudinales et transversales se font, dans cette espèce, avec une très grande régularité. Aussi les cellules sont-elles groupées en séries transversales, parallèles et superposées de telle sorte qu'elles se correspondent d'une assise à l'autre.

La partie du méristème qui s'appuie contre l'extrémité du cylindre central de la racine n'est jamais composée que d'une assise de cellules, qui peuvent être considérées comme les

cellules initiales de ce tissu. On ne peut regarder comme coiffe ce tissu né d'une partie de l'assise externe résultant du dédoublement du péricycle de la tige. La coiffe, en effet, est formée d'assises superposées dont le nombre décroît du sommet vers la base de la racine. Ce mode de développement est, au contraire, spécial à l'écorce de la grande majorité des Dicotylédones. Aussi vient-il démontrer que l'écorce ne naît point, comme l'a prétendu M. Reinke, de la même assise cellulaire génératrice du cylindre central.

L'assise pilifère et la coiffe ont une origine commune; elles proviennent de l'étage le plus externe. Les cellules de ce dernier se partagent chacune par une cloison tangentielle. Ce premier dédoublement s'opère plus tardivement que celui qui se manifeste dans l'assise productrice de l'écorce. Il n'a lieu, en outre, que dans les cellules moyennes de cet étage : quelques cellules latérales restent toujours simples; elles se divisent seulement par des cloisons radiales. La portion de cette couche, demeurée indivise, constitue une partie de l'assise pilifère.

La figure 8 montre cette disposition; l'étage externe est partagé, en son milieu, en deux assises *co*, tandis qu'il est simple en *ap*.

La suite du développement est marquée par la production de nouvelles cloisons tangentielles.

A un état plus avancé, on voit se former de nouvelles cloisons tangentielles en dedans des premières. La rangée cellulaire primitive est alors partagée en trois assises superposées concentriques. C'est ce qu'indique la figure 9, *co*. Il est à remarquer que l'étendue, dans le sens latéral, du deuxième cloisonnement est beaucoup moindre que celle du précédent. Le nombre des cellules qui subissent ce partage est moins considérable.

De nouvelles segmentations semblables, dirigées dans le sens centripète et suivies de divisions radiales, se succèdent un grand nombre de fois et contribuent à accroître le nombre des assises transversales de la coiffe. Celles-ci sont plus nom-

breuses dans le prolongement de l'axe de la racine. Les cellules de la coiffe sont en outre rangées en séries longitudinales régulières.

Nous n'avons jusqu'ici tenu compte que des phénomènes qui ont eu pour siège le péricycle ; mais cette couche du cylindre central de la tige, bien que jouant le rôle prépondérant, n'est point la seule à composer la racine. En effet, les cellules de l'endoderme caulinaire (fig. 7), appliquées contre le segment de péricycle producteur d'une racine, se remplissent de protoplasma et subissent quelques divisions ; celles-ci se trouvent limitées à l'apparition de quelques cloisons radiales. Jamais il ne s'en produit dans le sens tangentiel. L'assise *ca* (fig. 8 et 9) ainsi constituée recouvre l'extrémité de la racine et doit être considérée comme distincte de la coiffe née du péricycle ; nous la désignerons sous le nom de *calotte*.

Il résulte de ce qui précède, que c'est surtout grâce à l'allongement et à la division du cylindre central, grâce aussi à l'augmentation des assises de la coiffe, que la racine s'accroît en longueur. A mesure que cet organe grandit, il comprime les cellules de l'écorce de la tige, dont les membranes opposées se rapprochent l'une de l'autre. Il se fait jour à travers le tissu cortical et finit par percer l'épiderme pour se montrer au dehors.

Dans la première période du développement, le péricycle de la tige contribue seul à former les différents systèmes de tissus de la racine ; les autres régions plus profondes de la tige restent inactives. Ce n'est que plus tard, quand le cylindre central de la racine est déjà bien constitué, quand l'écorce est représentée par deux ou trois assises de cellules, que les tissus de la tige, situés en dedans du péricycle générateur, subissent de profonds changements ayant pour but d'établir la communication vasculaire entre la racine et les vaisseaux ligneux caulinaires placés en regard du nouvel organe.

Pour cela, les cellules du parenchyme interposées entre les petits îlots libériens caulinaires et même quelques cellules du liber agrandissent considérablement leur volume et se

divisent activement. Quelques-unes des cellules nouvelles se différencient ensuite en éléments vasculaires courts, munis d'épaississements réticulés et lignifiés. Certaines cellules cambiales sous-jacentes donnent naissance aussi à des éléments semblables. Cette différenciation débute même par les cellules cambiales qui sont en contact avec les vaisseaux spiraux de la tige.

Ainsi, en résumé, les racines de *Veronica Beccabunga* tirent leur origine d'une assise de cellules situées à la périphérie du cylindre central de la tige, du péricycle. La dernière assise corticale de la tige ne joue qu'un faible rôle : elle produit une assise qui revêt la surface de la coiffe.

Pour engendrer une racine, quelques cellules de péricycle se dédoublent par une cloison tangentielle, en donnant ainsi naissance à deux nouvelles rangées cellulaires superposées. La rangée profonde fournit le cylindre central de la racine. La rangée périphérique se partage ensuite en deux étages, dont l'interne engendre le tissu cortical, tandis que l'externe est générateur de l'assise pilifère et de la coiffe.

Les différents systèmes de tissus sont, dès leur jeune âge, distincts les uns des autres; ils ont chacun des initiales propres. On en trouve trois au cylindre central et deux à l'écorce.

Le liber et le cambium caulinaires ne prennent qu'une faible part à la formation des racines. Ils sont destinés à produire les premiers éléments ligneux qui doivent relier les vaisseaux de la racine à ceux de la tige. Les éléments qui naissent en premier lieu apparaissent au contact des vaisseaux spiraux de la tige; ils sont courts, réticulés.

VERONICA OFFICINALIS L.

Les racines de *Veronica officinalis* naissent non seulement aux nœuds de la tige, mais encore dans les entre-nœuds.

La tige possède un endoderme muni de plissements latéraux, qui établissent une limite très nette entre l'écorce et

le cylindre central. Celui-ci présente un péricycle composé d'une, quelquefois deux assises de cellules polygonales à parois épaissies. Ce péricycle est distinct du liber sous-jacent dont les éléments sont beaucoup plus petits. Quant au bois, il forme un anneau complet séparé du liber par du cambium.

Les racines de cette plante se forment comme celles de *Veronica Beccabunga*, aux dépens du péricycle et d'une façon semblable, dans les premiers moments; mais il est beaucoup plus facile de saisir le mode dont se font les cloisonnements, grâce à l'épaississement considérable qui a envahi les parois des cellules du péricycle. On peut voir, en effet, par suite de l'épaisseur des membranes, les limites qui existent entre les cellules primitives, puisque les cloisons qui se produisent dans leur intérieur sont toujours beaucoup plus minces. Cette espèce mérite donc d'être citée comme un exemple très favorable à l'étude de la formation des racines.

Celles-ci offrent quelques différences dans leur développement par rapport à ce que l'on observe dans l'espèce voisine : tandis que, dans ce dernier cas, les cellules cambiales et les éléments du liber ne se divisent que très peu et tardivement, ici, au contraire, les cellules interlibériennes et cambiales situées en face du cylindre central de la racine s'allongent et se divisent de très bonne heure, de façon à permettre le raccord entre la racine et le tissu vasculaire de la tige. La conséquence de ces cloisonnements est que le cylindre central de la racine ne se trouve point constitué seulement par une portion du péricycle, qui, il est vrai, donne les initiales du cylindre central, mais encore par un massif celluleux se liant intimement avec celui né du précédent, massif constitué par les éléments que nous venons de signaler. La constitution générale de la racine est à peu de chose près semblable à celle de l'espèce précédente. Nous avons, en effet, dans l'écorce, une seule couche d'initiales, et l'endoderme, dont les cellules sont ici munies de plissements, produit, grâce à des cloisonnements radiaux, une assise de calotte.

MIMULUS LUTEUS L.

Les racines du *Mimulus luteus* naissent sur la tige de la même manière que celles de *Veronica Beccabunga*. On les trouve au voisinage du nœud, au-dessus et au-dessous de l'origine apparente des feuilles. C'est dans les portions jeunes de la tige qu'elles font leur apparition. Le péricycle est composé d'une seule assise. Quant à l'endoderme, il est encore dépourvu de plissements; ceux-ci ne deviennent apparents qu'à une époque plus avancée. La production des racines latérales s'opère comme dans les espèces que nous venons d'étudier. Il existe toutefois une différence dans la formation des cellules corticales. Dans le *Mimulus*, il y a de bonne heure deux couches d'initiales de l'écorce, qui proviennent du dédoublement tangentiel des cellules médianes de l'assise génératrice, restées indivises dans les deux espèces précédentes.

VALERIANA DIOICA L.

Les racines se développent généralement au nombre de quatre aux nœuds et au-dessous de l'origine apparente des deux feuilles opposées. Ces racines sont disposées en verticille.

Nous verrons dans un instant quelle est leur situation par rapport aux faisceaux qui s'échappent de la tige pour se rendre aux feuilles.

Si l'on pratique une section transversale dans un nœud qui a produit des racines développées, on remarque que la base de ces racines se relie au cylindre central de la tige, qui, en ce point, a l'apparence d'un hexagone plus ou moins régulier. Les angles de cet hexagone sont occupés par des faisceaux libéro-ligneux destinés aux feuilles, tandis qu'au milieu même des côtés siègent un même nombre de faisceaux caulinaires.

Les faisceaux foliaires sont donc au nombre de six. Il y en

a trois dans chacune des feuilles opposées : un est médian, les deux autres latéraux. Les racines sont situées vis-à-vis les faisceaux caulinaires placés entre les faisceaux foliaires médians et latéraux. En dehors de tous ces faisceaux s'étend le péricycle, qui présente en général deux assises en face de chaque cordon libéro-ligneux. Ce péricycle est bien distinct de l'endoderme, dans les portions âgées de la plante, parce que celui-ci est pourvu de plissements.

Chaque racine est engendrée par la portion du péricycle située vis-à-vis d'un faisceau caulinaire. Quand en cet endroit le péricycle est composé de deux assises, celles-ci prennent part à la formation de la racine, mais d'une façon très inégale. C'est principalement dans l'assise la plus externe que se manifeste la plus grande activité ; à elle seule cette assise fournit la coiffe, l'assise pilifère, l'écorce et la plus grande partie du cylindre central de la tige. Ce qui caractérise la production des racines dans cette espèce, c'est la rapidité et la régularité qui président aux cloisonnements à l'aide desquels doivent s'édifier les divers systèmes de tissus.

La racine débute par le dédoublement de l'assise externe du péricycle à l'aide d'une cloison tangentielle (fig. 10, *a*) qui se produit dans chaque cellule. Ce phénomène est rapidement suivi de nombreuses segmentations dans les deux étages ainsi formés. De nombreuses cloisons tangentielles apparaissent ensuite dans chacun d'eux : elles sont parallèles entre elles et se correspondent d'une cellule à l'autre. Les divisions sont, comme à l'ordinaire, plus actives dans la région moyenne que sur les bords. Aussi, tandis que le nombre des assises superposées est plus considérable suivant l'axe de la jeune racine, il se réduit à deux dans la région latérale.

L'inspection d'une jeune racine montre que celle-ci est composée de plusieurs rangées radiales correspondant chacune à une cellule primitive du péricycle et divisées par de nombreuses cloisons tangentielles très rapprochées les unes des autres et parallèles entre elles (fig. 11, *éc*, *cc*). Il est difficile d'apercevoir une limite bien nette entre le cylindre

central et les autres tissus; toutefois, si l'on a recours à de forts objectifs, on reconnaît cette limite à une ligne plus accentuée, qui a l'aspect d'une courbe à convexité externe. Les branches de cette courbe viennent aboutir à la cloison divisant seulement en deux cellules les éléments latéraux du péricycle ayant pris part à la formation de la racine. Cette disposition vient démontrer que le cylindre central (fig. 11, *cc*) est formé aux dépens de l'étage interne, produit du dédoublement primitif du péricycle, puisque chaque extrémité de la courbe n'est autre chose que la première cloison tangentielle apparue dans les éléments péricycliques latéraux.

Si la démarcation entre le cylindre central et les autres tissus de la racine peut se reconnaître après un examen attentif, il est au contraire pour ainsi dire impossible d'apercevoir au début une limite entre l'écorce et la coiffe. Ce n'est qu'à un âge très avancé que l'on peut saisir cette séparation. Les assises corticales deviennent nombreuses et convergent au sommet de la racine vers quelques cellules initiales.

Ces dernières sont disposées en deux couches. On peut observer 20 à 30 assises de l'écorce au moment où le sommet de la racine est en contact avec l'épiderme de la tige. On peut compter à cette époque environ 15 à 20 assises de coiffe. L'endoderme de la tige ne présente point de plissements lorsque apparaissent les premières racines. Les cellules de cette assise qui revêtent la racine, remplies de protoplasma, se divisent dans le sens radial et servent à former une assise de calotte (fig. 11, *ca*).

Voyons maintenant de quelle manière se raccorde la partie vasculaire de ces deux organes. Nous avons signalé au début de cette étude que les racines prenaient naissance vis-à-vis des faisceaux caulinaires. Le péricycle est séparé du bois du faisceau par toute l'épaisseur du liber, en partie primaire, en partie secondaire. Il faut donc, pour qu'il y ait communication vasculaire entre la racine et la tige, que des vaisseaux se produisent dans l'épaisseur du liber et à ses dépens.

Ces changements dans le liber n'ont lieu que très tard. Ils

commencent par l'élargissement de quelques cellules libériennes qui amincissent ainsi leurs parois. Ce phénomène se propage ensuite à tous les éléments. A un degré plus avancé, ces cellules se divisent et se différencient finalement en éléments vasculaires.

Les éléments qui sont en communication directe avec les vaisseaux de la tige sont formés par le cambium. Ils sont courts et leurs membranes épaissies et lignifiées sont percées de ponctuations linéaires.

Ces éléments offrent des formes diverses : ils sont distribués en tous sens et constituent par leur ensemble un cône tronqué dont la grande base s'appuie sur le bois de la tige.

Ainsi, la différence qui existe entre le développement des racines du *Valeriana dioica* et du *Veronica Beccabunga* tient au mode de cloisonnement.

Tandis que dans le *Veronica* l'assise interne née du premier dédoublement du péricycle se divise avant l'assise externe pour produire le cylindre central de la racine et que le cylindre central, l'écorce et la coiffe sont de bonne heure distincts les uns des autres, dans le *Valeriana*, au contraire, les deux assises se partagent simultanément par des cloisons parallèles entre elles. Il en résulte que la délimitation entre les divers systèmes de tissus est, au moins à l'origine, difficile à établir.

HIPPURIS VULGARIS L.

Les racines adventives d'*Hippuris vulgaris* naissent, comme celles de *Veronica Beccabunga*, d'une assise cellulaire étendue à la périphérie du cylindre central. Leur développement offre aussi de très grandes analogies avec celui de ces derniers. La particularité tient aux rapports vasculaires que ces racines affectent avec le bois de la tige, et surtout aux relations qui s'opèrent entre les vaisseaux de ces organes.

Les racines se produisent en grand nombre aux nœuds de la partie souterraine de la plante, très rapprochées les unes des autres.

La tige possède un endoderme dont les parois cellulaires latérales sont marquées de points noirs caractéristiques de cette assise. Le cylindre central commence par une assise de cellules plus petites que celles de l'endoderme. Elles sont irrégulières et n'offrent point les ponctuations grillagées propres au liber. Celui-ci est adossé à la face externe du péricycle, il comprend un grand nombre de petits îlots, dans l'intervalle desquels est un parenchyme peu abondant.

Le bois constitue un anneau continu de vaisseaux spiraux. Cette zone ligneuse est séparée de la zone libérienne par quelques assises irrégulières de cellules polygonales, qui se différencieront plus tard en éléments libériens et ligneux.

Chaque racine a pour origine un arc de péricycle situé en face d'un ou deux îlots de liber. Cet arc comprend environ sept à neuf cellules. Pour former une racine, les cellules de cet arc s'allongent dans le sens radial, surtout dans la région moyenne. Des cloisons tangentielles apparaissent ensuite, qui détachent ainsi de cette portion du péricycle deux assises.

L'allongement des cellules moyennes a pour effet de refouler en dedans les îlots libériens placés en regard d'elles.

A un deuxième stade de développement, les éléments de l'assise interne prolifèrent à l'aide de cloisons d'abord transversales, puis longitudinales. Ce mode de segmentation est plus actif dans les cellules moyennes de cette assise que sur les bords. Aussi se produit-il un mamelon dont le sommet est tourné vers la périphérie de la tige. Cette saillie grandit de plus en plus, grâce à la production répétée de cloisons nouvelles dirigées en tous sens. Elle devient le cylindre central de la racine, qui est assez étroit et possède à son sommet arrondi deux initiales.

Le cylindre central se reconnaît de bonne heure des couches qui l'enveloppent. Il y a, entre lui et les autres systèmes nés de la multiplication de l'assise externe, une limite bien tranchée, indiquée par une ligne plus épaissie que les membranes des cellules environnantes.

L'assise externe provenant dn péricycle se partage aussi,

mais plus tardivement que l'interne. Ce fait a lieu à l'aide de cloisons tangentielles qui la divisent en deux étages. Toutes les cellules ne subissent point cette sorte de partage; la cellule la plus latérale reste indivise et est destinée à établir plus tard les connexions entre le système cortical de la racine et celui de la tige.

Les deux étages ainsi formés demeurent quelque temps simples, lors même que le cylindre central continue à s'accroître et a déjà l'apparence d'une éminence bien marquée. Plus tard seulement, chaque assise se divise. L'interne donnera naissance au tissu cortical, dont le nombre des assises augmentera par segmentation de ces cellules dans le sens centripète. Cette multiplication tangentielle a lieu d'une façon régulière, mais n'atteint pas deux cellules situées à l'extrémité, et qui sont les cellules initiales de l'écorce.

On peut compter à la base de la racine environ huit assises de l'écorce, lorsque l'organe est sur le point de s'échapper de la tige.

L'étage externe fournit l'assise pilifère et la coiffe, qui possède au même moment quatre à cinq couches de cellules.

L'assise qui recouvre la coiffe n'est pas engendrée par le péricycle, mais par la portion d'endoderme qui revêt la jeune racine. Cette partie, au lieu de se comprimer, se remplit de protoplasma et se divise par des cloisons radiales afin de suivre l'extension que prend la racine en s'accroissant.

En résumé, le développement des racines d'*Hippuris* rappelle dans ses traits généraux celui des racines de *Veronica Beccabunga*.

Il nous reste maintenant à étudier les liaisons vasculaires entre la tige et la jeune racine. Pour bien comprendre ces rapports, il faut les observer dans les nœuds qui ne possèdent qu'un très petit nombre de racines bien développées, placées à une assez grande distance les unes des autres. En agissant ainsi, on saisira mieux la façon dont chaque racine se met en communication vasculaire avec le bois de la portion caulinaire sous-jacente et on se rendra plus facilement compte

de la structure plus compliquée qui s'établit lorsque les nombreuses racines d'un nœud rapprochées alors les unes des autres ont atteint un degré très avancé de développement.

Une section transversale d'un nœud passant par l'axe d'une racine âgée et isolée fait reconnaître la disposition du système fasciculaire de la racine et ses rapports avec celui de la tige. Le cylindre central de la racine est parcouru par deux faisceaux, qui s'insèrent séparément sur le bois de la tige placé en face de l'organe. Ces faisceaux sont composés en majeure partie de vaisseaux spiraux, à l'exception de la portion plongée dans le cylindre central de la tige. Là, les faisceaux sont constitués par des éléments de faible dimension, pourvus de bandes d'épaississement réticulées.

Les éléments qui sont appliqués directement sur les vaisseaux caulinaires sont formés aux dépens du cambium.

Lorsque toutes les racines d'un nœud ont fait leur apparition, elles sont très rapprochées les unes des autres. On ne trouve qu'un îlot libérien de peu d'étendue entre la base des deux racines voisines comprise dans le cylindre central caulinaire. Les faisceaux de chacune d'elles ne viennent point s'ajuster isolément sur le tissu conducteur de la tige, mais l'extrémité d'un faisceau d'une racine s'accole au faisceau d'une racine voisine pour produire un seul rameau, qui se relie au ligneux de la tige. Ce rameau est placé en regard de l'îlot libérien limite et en dedans de lui. Cette anastomose entre les faisceaux appartenant à des racines différentes produit à l'extérieur du bois de la tige un réseau vasculaire, à la face externe duquel siègent quelques groupes de liber. Ce réseau doit être regardé comme la somme des faisceaux basilaires de toutes les racines qui occupent un même nœud, faisceaux qui, au lieu de rester écartés comme dans le cas où les racines elles-mêmes sont très distantes les unes des autres, se réunissent entre eux, grâce à l'étroit rapprochement de ces organes.

PRIMULA ELATIOR Jacq.

Chaque racine qui pousse sur le rhizome de *Primula elatior* naît aussi en face d'un cordon libéro-ligneux de la tige et aux dépens du péricycle; mais ses faisceaux ne se mettent pas en rapport avec les faisceaux caulinaires vis-à-vis lesquels elle s'est développée; ils se rattachent à un réseau vasculaire qui s'étend à la périphérie du cylindre central de la tige en dehors du cercle normal des faisceaux et qui se relie çà et là avec ce dernier. Les racines présentent en outre un mode particulier de développement. Si l'endoderme de la tige prend une part active à la constitution de la racine, il ne produit en général qu'une seule assise recouvrant la coiffe. Dans le *Primula elatior*, au contraire, quelques rangées cellulaires internes de l'écorce contribuent à former plusieurs assises périphériques de calotte.

Si l'on pratique des sections transversales du rhizome à l'endroit où l'on voit faire saillie l'extrémité d'une racine et que l'on examine ces coupes au microscope, on observe la structure suivante. Sous un épiderme s'étend une écorce très puissante composée dans sa plus grande épaisseur de cellules arrondies ou irrégulièrement polygonales, laissant entre elles des méats et disposées sans ordre. La région interne consiste en plusieurs assises de petites cellules rectangulaires, allongées en séries radiales régulières. L'assise la plus profonde est munie de plissements sur ses faces radiales. Aussi la présence de ces ornements indique-t-elle la limite entre ce tissu et le cylindre central sous-jacent. On distingue même ces deux systèmes sans recourir aux plissements de l'endoderme, car le cylindre central est séparé du tissu cortical par une ligne épaisse. Le centre du cylindre central est occupé par une moelle volumineuse, autour de laquelle s'étend un cercle de faisceaux libéro-ligneux. Entre le liber et l'endoderme, existe plusieurs assises de cellules allongées dans le sens tangentiel. Les éléments les plus externes sont disposés en files radiales

régulières. Le nombre des assises superposées varient suivant leur situation. On aperçoit dans cette couche périphérique du cylindre central de petits faisceaux qui se présentent, suivant le niveau où ont été pratiquées les sections, soit en long, soit en travers. Ces cordons ont été observés et décrits pour la première fois par M. Kamienski (1) dans son travail sur les Primulacées.

Cet auteur a montré que ces cordons font partie d'un système particulier, développé tout autour du cylindre central en dehors du cercle normal des faisceaux et destiné à relier le système conducteur des racines à celui de la tige.

On se rend compte de la disposition de ce système à l'aide de dissections que l'on peut facilement effectuer en traitant préalablement une portion de rhizome par une solution chaude de potasse, qui a la propriété de ramollir et de rendre transparent le tissu parenchymateux. On pourra ainsi isoler sans peine le bois des faisceaux qui résiste à l'influence du réactif. L'observation sera facilitée en colorant le bois des faisceaux par la fuchsine.

Ce mode de préparation fait voir que ces faisceaux sortent de la base des racines dans toutes les directions : ils se joignent en partie avec les faisceaux qui partent des autres racines et se rattachent en partie aux faisceaux de la tige. Ils constituent ainsi un réseau qui enveloppe le corps central de la tige.

Ces cordons sont composés de cellules allongées, dont la paroi est munie d'épaississements réticulés.

Les racines adventives qui ont acquis une longueur égale à l'épaisseur de l'écorce de la tige, sont constituées par un cylindre central, large, qui s'accroît à l'aide d'initiales propres. Il offre une grande épaisseur et ses cellules sont disposées en rangées longitudinales assez régulières. L'écorce possède au sommet deux cellules initiales très petites. La coiffe, peu

(1) Kamienski, *Vergleichende Anatomie der Primulaceen* (*Abhand. der naturforschenden Gesellschaft zu Halle*. Halle, 1878).

développée, ne recouvre que l'extrémité du tissu cortical. Les assises ne sont pas nombreuses. Cette coiffe a du reste deux origines différentes.

Voyons maintenant de quelle manière se forment les racines et le réseau radicifère.

Les racines naissent dans des points peu éloignés du sommet végétatif du rhizome. Les faisceaux caulinaires sont déjà bien différenciés lorsque ces organes font leur apparition. Elles débutent dans l'assise cellulaire qui s'étend à la périphérie du cylindre central. Le péricycle est composé de deux ou trois assises de cellules polygonales (pl. IX, fig. 15, *p*) avant de produire les racines et le réseau.

Pour engendrer une racine, les cellules externes du péricycle s'allongent un peu dans le sens radial, puis se divisent par une cloison tangentielle. De nouvelles cloisons tangentielles parallèles entre elles et très rapprochées les unes des autres, apparaissent dans les cellules primitives. Il se forme ainsi plusieurs rangées transversales superposées (pl. IX, fig. 16, *m*). Le nombre de ces assises, considérable sur une certaine étendue, décroît insensiblement de chaque côté. L'ébauche de la racine se présente alors sous l'aspect d'une proéminence saillante, à la face externe du cylindre central. Comme les cloisonnements tangentiels se succèdent avec rapidité, on ne peut saisir au début les différents méristèmes.

On ne trouve un cylindre central distinct qu'à une époque plus reculée du développement (pl. IX, fig. 17, *cc*). C'est à ce moment que l'on peut le mieux juger de la façon dont sont nés les divers tissus, car la ligne de séparation du cylindre central et de l'écorce s'ajuste à la cloison transversale qui s'est montrée dans les cellules du péricycle environnant la base de la racine rudimentaire. La formation des racines rentre ainsi dans le cas ordinaire : à savoir que le péricycle se dédouble pour constituer deux étages, dont l'interne serait l'origine du cylindre central, tandis que l'externe serait générateur des autres tissus.

L'écorce est déjà composée de plusieurs assises (fig. 17, *ec*)

lorsque la couche qui doit donner naissance à la coiffe et à l'assise pilifère n'est encore composée que d'une seule assise. Elle se divise par des cloisons tangentielles produites en direction centripète; mais le nombre des assises de coiffe est encore peu considérable, même dans des racines très longues (fig. 17, *co*). Le fonctionnement tardif de l'assise génératrice de la coiffe proprement dite, s'explique par le fait que deux ou trois assises internes de l'écorce en voie de prolifération très active accompagnent et recouvrent l'extrémité de la jeune racine, et jouent pendant quelque temps le rôle de protection qui est réservé à la coiffe provenant de la différenciation du péricycle (fig. 17, *ca*).

La racine des *Primula* ressemble donc, dans les premiers stades de son évolution, aux racines des Monocotylédones, dont la coiffe est entièrement formée par la région interne de l'écorce caulinaire.

Ce point de ressemblance, rapproché de la présence d'un réseau fasciculaire que l'on rencontre généralement chez les Monocotylédones, mérite d'être signalé.

Le réseau radicifère se produit aussi aux dépens des cellules du péricycle, qui se cloisonnent activement dans le sens tangentiel pour constituer un méristème (couche dictyogène de M. Mangin), qui se différenciera en partie en faisceaux libéroligneux du réseau. Le cloisonnement des cellules du péricycle destinées à fournir le réseau vasculaire s'effectue plus tard que celui des cellules qui doivent former le corps des racines.

POLEMONIUM REPTANS L.

On a vu jusqu'ici les divers systèmes de tissus de la racine prendre naissance aux dépens de l'assise unique du péricycle de la tige (*Veronica Beccabunga*, *V. officinalis*, *Mimulus*), où cette couche est simple. On a vu aussi que la tige du *Valeriana dioica* possédait un péricycle habituellement composé de deux assises et que la rangée externe fournissait non seulement l'assise pilifère, la coiffe et l'écorce, mais encore la plus grande partie du

cylindre central de la racine; l'autre portion de ce système étant produite par la rangée profonde.

Le *Polemonium reptans* nous offre un type différent de formation des racines latérales. Ici le péricycle du rhizome où poussent les racines est constitué par deux assises, mais à chacune d'elles est dévolu un rôle particulier. Une division du travail s'établit dans cette couche de la tige. La rangée cellulaire interne concourt seule à engendrer le cylindre central, tandis que la rangée périphérique est destinée à produire l'écorce, l'assise pilifère et la coiffe.

C'est à raison même de cette particularité que j'ai consacré un chapitre spécial à l'étude du développement des racines de cette espèce.

L'écorce de la tige possède un endoderme orné d'un cadre de plissements (pl. X, fig. 18, *en*).

Le cylindre central débute par un péricycle très net, dont les cellules polygonales sont pourvues de parois plus épaissies que celles de l'endoderme.

Le péricycle n'a pas partout la même épaisseur, car, simple en certains points, il est formé sur d'autres de deux ou trois plans cellulaires superposés (fig. 18, *p*); cette dernière disposition est le résultat d'un dédoublement qui s'est opéré de bonne heure dans une assise primitivement unique. Les éléments de l'assise profonde du péricycle alternent d'une façon irrégulière avec ceux de la rangée externe dont la plupart des cellules ne correspondent point exactement avec celles de l'endoderme. En dessous du péricycle, siège le liber en partie primaire et en partie secondaire; il forme de nombreux îlots (fig. 18, *l*), tellement rapprochés les uns des autres qu'il semble constituer une zone continue. Ses éléments sont beaucoup moins volumineux que les éléments du péricycle. Intérieurement est le cambium (fig. 18, *cam*), qui s'applique en dedans contre un anneau complet de bois secondaire. Celui-ci est en majeure partie composé de fibres pourvues de ponctuations simples.

Les racines se produisent aux dépens du péricycle. Cette

formation a pour point de départ une région du péricycle composée de deux assises cellulaires; les cellules de chaque assise se segmentent au même moment et produisent chacune des tissus différents. Ce phénomène a lieu sur une étendue assez considérable. Le début est marqué par l'allongement radial des éléments de chaque assise. Cette croissance est, comme dans la plupart des cas, plus rapide dans une région moyenne, puis ce changement de forme est suivi de nombreux cloisonnements.

Pour mettre plus d'ordre dans l'exposé du cloisonnement des divers systèmes de tissus, nous étudierons séparément les modifications qui s'opèrent dans chacune des deux rangées cellulaires du péricycle, en commençant par la rangée interne. Après s'être agrandies, les cellules de cette assise se partagent à l'aide de cloisons transversales; puis quelques cloisons longitudinales s'y établissent. Les cloisons tangentielles sont parallèles entre elles et très rapprochées. Cette segmentation s'opère avec plus d'intensité dans les cellules moyennes. Aussi est-on bientôt en présence d'une saillie à bord externe convexe. Cette proéminence augmente en longueur par suite de divisions répétées et devient un cône à base très large, qui a tous les caractères d'un cylindre central de racine (fig. 19, *cc* et fig. 20, *cc*).

Au fur et à mesure que ce mamelon grandit, les parois qui séparent ses cellules de l'assise externe du péricycle s'amincissent de plus en plus, et la démarcation entre les produits de ces deux assises, très nette à l'origine, devient beaucoup moins distincte. Cette séparation n'en existe pas moins, elle est toujours indiquée par un très léger épaississement des membranes.

Pendant les premières époques de son évolution, le cylindre central de la racine demeure adossé au liber, dont les éléments conservent leurs dimensions et leurs rapports primitifs; mais plus tard des changements se manifestent dans le liber et dans le cambium sous-jacent, afin d'établir la liaison entre le système libéro-ligneux de la tige et celui de la racine. A cet effet,

les éléments libériens et interlibériens s'étendent dans le sens du rayon en amincissant leurs parois. Ils se divisent ensuite par des cloisons obliques, et prennent l'aspect des cellules du cylindre central né du péricycle. Ces segmentations se répètent jusqu'à l'apparition du système libéro-ligneux. Les premiers éléments ligneux se forment dans la zone cambiale appliquée contre le bois secondaire de la tige. Ils sont comme d'ordinaire privés de bandes d'épaississement spiralées. Ils forment un petit massif conique de courtes cellules dont les membranes sont percées de ponctuations simples, semblables par leur aspect à celles que l'on remarque sur les parois des éléments du bois de la tige. Lorsque s'effectuent les premières partitions dans l'assise interne du péricycle, on voit paraître des cloisons tangentielles dans chaque cellule de l'assise externe. Plus tard seulement se montrent des cloisons radiales. Le même procédé de segmentation se répète un grand nombre de fois dans chaque nouvelle rangée et provoque la constitution de plusieurs files radiales (pl. X, fig. 19 et 20, *m*), composée de petites cellules rectangulaires superposées. Ces divisions sont si rapides que les parois des cellules n'ont d'abord pas le temps de s'épaissir, et l'on ne peut apercevoir, dans les premiers stades de développement, aucune différence entre l'écorce et l'assise pilifère. C'est plus tard seulement, lorsque l'extrémité de la racine n'est plus séparée de la tige que par trois ou quatre assises corticales, qu'on peut avoir quelques indications au sujet de la distinction entre la coiffe et l'écorce.

On trouve, en effet, autour de l'axe de la racine, à une certaine distance du sommet du cylindre central, une rangée de cellules plus allongées dans le sens radial que suivant la tangente. Les cellules sont, sans nul doute, les cellules-mères de la coiffe et de l'assise pilifère. L'espace compris entre ces dernières et l'extrémité du cône central est occupé par trois rangées d'éléments qui sont étendus parallèlement à la surface de l'organe. Ils jouent le rôle d'initiales de l'écorce. L'endoderme de la tige superposé à la jeune racine ne dis-

paraît point pendant le passage de la racine à travers l'écorce caulinaire; il a la propriété de se cloisonner radialement pour constituer autour de l'extrémité de l'organe une assise de calotte.

En résumé, les racines du *Polemonium reptans* se forment aux dépens du péricycle de la tige, composé de deux assises. L'assise interne fournit le cylindre central de la racine, l'assise externe donne, par ses divisions répétées, l'écorce, l'assise pilifère et la coiffe. L'écorce, peu distincte de l'assise pilifère, est de bonne heure constituée par plusieurs assises d'initiales.

L'endoderme donne une rangée de calotte.

EPILOBIUM TETRAGONUM L.

Le développement des racines d'*Epilobium tetragonum* offre plusieurs points de ressemblance avec celui des racines de la plante précédente. Chacune d'elles se produit à l'extérieur d'un faisceau libéro-ligneux. Le péricycle caulinaire est en général formé de deux ou trois assises de grandes cellules polygonales. Il s'appuie contre un liber très réduit, composé de petits îlots possédant chacun deux ou trois petites cellules et très écartés les uns des autres. L'intervalle qui les sépare est occupé par des cellules de forme identique à celles du péricycle. Il existe un cambium.

L'assise externe du péricycle contribue à former l'assise pilifère, la coiffe et l'écorce de la racine, tandis que l'assise interne ou les deux rangées profondes donnent naissance à une grande partie du cylindre central.

La différence entre l'évolution des racines de cette plante et celles de *Polemonium* tient au mode de cloisonnement et à la part active que prennent les cellules interlibériennes et le cambium sous-jacent. Les cellules des rangées internes du péricycle se segmentent avant les éléments externes. Le partage commence par des cloisons transversales auxquelles succèdent des cloisons longitudinales. En même temps que se divisent les cellules internes du péricycle, les éléments sous-

jacents se multiplient aussi activement pour engendrer avec elles le cylindre central de la racine.

Dans le *Polemonium*, les cellules libériennes et interlibériennes ne subissent au contraire de modification qu'à une époque avancée du développement. L'étage externe du péricycle fournit les autres systèmes de tissus de la racine. Pour cela, il se dédouble par des cloisons tangentielles ; la rangée périphérique est génératrice de la coiffe et de l'assise pilifère ; la rangée profonde forme le tissu cortical, qui s'accroît plus tard par deux initiales disposées sur un seul rang. Ces tissus prennent naissance et se développent comme ceux des racines de *Veronica Beccabunga*. L'endoderme caulinaire sert à établir une assise de calotte.

CIRCÆA LUTETIANA L.

Une complication plus grande dans l'origine des divers tissus de la racine nous est offerte par le *Circæa lutetiana*. Les longs stolons de cette plante qui produisent des racines latérales possèdent un péricyle, comprenant par places trois assises de cellules. Les racines se forment, comme celles de l'*Epilobium* et du *Polemonium*, par le cloisonnement de ces assises, avec cette différence que l'assise la plus extérieure n'engendre point, comme cela a lieu dans les cas précédents, l'écorce et la coiffe. Elle reste toujours simple, et fournit seulement la rangée superficielle de la coiffe ; aussi l'endoderme de la tige demeure-t-il inactif ; il se comporte comme les autres assises de l'écorce caulinaire, c'est-à-dire qu'il est comprimé et refoulé lors du passage de la racine à travers les régions de la tige. C'est l'assise moyenne du péricycle qui est génératrice de l'écorce et de la coiffe. Le cylindre central de la racine naît en partie de l'assise profonde.

Examinons plus en détail la structure de la tige et le développement des racines.

Le cylindre central des stolons est bien délimité : il est entouré par un endoderme dont les cellules rectangulaires

sont pourvues de plissements à une époque avancée. Ce cylindre central est muni, à sa périphérie, de trois assises de cellules polygonales un peu moins volumineuses que les éléments internes de l'écorce (pl. X, fig. 21, *p* [1]). Ces assises, non disposées en couches régulières, doivent être considérées comme le péricycle de la tige. Les éléments internes de ce tissu s'appuient, d'une part, contre de petits groupes libériens constitués chacun par de petits éléments peu nombreux; d'autre part, contre des cellules situées entre les groupes de liber.

Le bois ne forme pas encore d'anneau continu; il est constitué par plusieurs groupes très espacés les uns des autres et composés chacun de quelques vaisseaux spiralés. Ce bois est adossé à un liber interne disposé en îlots.

Le péricycle générateur des racines latérales est formé de trois assises superposées; à chacune est dévolu un rôle spécial.

L'assise externe ne joue qu'un rôle accessoire. Ses cellules, en effet, gorgées de protoplasma, restent toujours petites; elles se divisent seulement par quelques cloisons radiales et ne servent qu'à produire une couche externe de coiffe. Les segmentations actives ne s'effectuent que dans les deux autres assises. L'examen des cellules de ces deux assises, au début de la formation des racines, montre que l'assise moyenne remplie de protoplasma reste longtemps indivise (fig. 22, *p* [2]); tandis que la rangée profonde est déjà divisée. Ces cellules, surtout les médianes, allongées dans le sens du rayon, sont partagées chacune en deux autres à l'aide d'une cloison tangentielle (fig. 22, *p* [3]).

A un stade plus avancé, la rangée moyenne est dédoublée par des parois tangentielles (fig. 23, *ci* et *co*). L'assise interne, au contraire, est plusieurs fois segmentée, surtout dans sa région médiane, par des cloisons obliques (fig. 23, *cc*).

L'ensemble des éléments qui en sont nés constitue un mamelon qui proémine vers l'extérieur. Ce mamelon grandit de plus en plus en restant nettement séparé des produits de

l'assise moyenne. Entre ces deux productions est une ligne épaissie qui provient de la membrane de séparation primitive des deux assises péricycliques. Cette saillie n'est autre que le rudiment du cylindre central de la racine. Lorsque celui-ci est bien développé, il a la forme d'un cône arrondi à son sommet. On trouve à son extrémité deux initiales, situées chacune de chaque côté de l'axe de la racine (fig. 24, *cc*).

Revenons maintenant à l'assise moyenne qui s'est dédoublée. L'étage externe (fig. 23, *co*) qui résulte de ce dédoublement demeure longtemps simple; mais l'étage interne se divise par des cloisons longitudinales, puis transversales. Les premières cloisons tangentielles naissent dans les cellules latérales de cet étage, puis elles se produisent successivement dans les éléments plus rapprochés de l'axe de la jeune racine (fig. 24, *ec*). La cellule médiane reste toutefois indivise pendant quelque temps. Ce mode de segmentation longitudinale et transversale se répétant un grand nombre de fois dans le sens centripète, l'écorce qui en résulte s'accroît en longueur et en diamètre.

Lorsque l'écorce a fourni deux assises cellulaires, les éléments de l'étage externe se mettent seulement à proliférer. Des cloisons tangentielles (fig. 24, *co*) apparaissent d'abord dans les cellules médianes, puis dans les suivantes. De nouvelles cloisons s'établissent ensuite en dedans des premières; ce phénomène se reproduit de la même façon un très grand nombre de fois et la coiffe augmente ses couches par ce procédé. Ainsi, des trois assises du péricycle, l'externe fournit la couche la plus externe de la coiffe; la moyenne donne naissance à l'écorce, à l'assise pilifère et à la majeure partie de la coiffe; et enfin l'interne engendre le cylindre central de la racine. J'ai observé des cas où l'origine des racines s'effectue d'une autre manière. L'assise la plus externe du péricycle ne donne jamais lieu qu'à une couche cellulaire qui revêt la périphérie de la racine. Mais il arrive que la deuxième assise allonge considérablement ses cellules, qui se cloisonnent ensuite tangentiellement; l'étage le plus interne se développe

en cylindre central, tandis que l'étage extérieur se comporte comme l'assise moyenne signalée en premier lieu, c'est-à-dire qu'elle est la source de l'écorce, de l'assise pilifère et de la coiffe.

Les éléments vasculaires de la base de la racine sont réticulés; ils se rattachent aux vaisseaux secondaires réticulés du cordon ligneux situé vis-à-vis de la racine. Ces éléments vasculaires constituent deux groupes latéraux; ils proviennent de la différenciation des cellules cambiales placées vis-à-vis de la racine.

RANUNCULUS AQUATILIS L.

Quelques Renonculacées, comme les *Ranunculus aquatilis*, *R. Lingua*, *R. hederaceus*, etc., ne possèdent point, comme l'a démontré M. P. Marié (1), d'endoderme complet entourant entièrement l'ensemble des faisceaux libéro-ligeux. Ici, en effet, chaque faisceau est enveloppé d'un endoderme particulier, en dedans duquel est un anneau de péricycle qui, lui aussi, forme un anneau à la périphérie du cordon libéro-ligneux.

Malgré cette disposition, les racines prennent naissance dans le péricycle et dans la portion de cette couche adossée aux flancs d'un faisceau.

Dans les *Ranunculus aquatilis* et *R. Lingua*, les racines poussent dans les nœuds; elles sont plus nombreuses dans le *Ranunculus Lingua*, où elles sont disposées en verticille. On n'en rencontre généralement que deux dans la première espèce.

Si l'on examine la coupe transversale d'une tige dans le milieu d'un entre-nœud, on remarque un cercle de faisceaux plongés dans une masse de parenchyme dont les cellules sont grandes, arrondies, polygonales ou rameuses et laissent

(1) P. Marié, *Recherches sur la structure des Renonculacées* (*Ann. sc. nat.*, 6e série, t. XX, 1884).

entre elles de grands méats. On n'observe point d'endoderme constituant une assise continue. Chaque faisceau est enveloppé d'un endoderme particulier dont les cellules, rectangulaires et petites, se distinguent facilement par la présence de plissements caractéristiques sur les faces latérales. Il est composé de liber et de bois entre lesquels s'étend du cambium.

Le liber situé en dehors du bois consiste en quelques petites cellules dont les membranes sont un peu épaissies. Certaines de ces cellules, plus larges, offrent des ponctuations grillagées très nettes sur leurs parois supérieures et inférieures. Le liber ne s'appuie pas directement contre l'endoderme; il en est séparé par une assise de petites cellules rectangulaires. Cette assise n'existe pas seulement à la face externe du liber, mais se continue tout autour du faisceau. Ces cellules ne donnent jamais naissance à du bois et à du liber secondaire, même celles qui bordent les extrémités de l'axe cambial interfasciculaire. Cette couche a tous les caractères du péricycle, avec cette différence que, au lieu de former un cercle complet à la région externe de tous les faisceaux, il produit une gaine spéciale autour de chaque cordon libéro-ligneux.

Les faisceaux de l'entre-nœud suivent une direction à peu près verticale; mais, arrivés aux nœuds, ils se divisent pour donner naissance à des branches horizontales ou obliques. Chaque branche est disposée de telle façon qu'un des flancs est tourné vers l'entre-nœud supérieur. C'est au contact de ces branches que se développe une racine.

Chaque racine ne naît pas en face, mais sur le flanc inférieur des faisceaux. Lorsqu'une racine va se former, quatre ou cinq cellules appartenant à la portion du péricycle placée en regard d'une des extrémités du cambium se remplissent de protoplasma, s'allongent ensuite dans le sens radial, puis se divisent chacune par une cloison tangentielle. Deux assises s'en détachent, l'une est périphérique, l'autre est profonde. La première reste quelque temps indivise, tandis qu'apparaissent de nouvelles cloisons transversales dans les cellules

de la deuxième assise. Ces cloisons se montrent d'abord dans la région moyenne de cette dernière région, qui devient plus tard aussi le siège d'une multiplication plus active. Le cloisonnement dans le sens tangentiel est suivi de la division longitudinale. Le même ordre de phénomènes se reproduisant, un mamelon cellulaire apparaît, qui n'est autre que le rudiment du cylindre central de la racine.

Cette saillie, qui s'agrandit sans cesse par suite des partitions nombreuses de ses éléments, peut être nettement distinguée, à toute époque, des tissus nés aux dépens de l'assise externe. Le partage de cette dernière s'effectue à l'aide de cloisons tangentielles qui y découpent deux étages. La suite du développement fait voir que l'étage superficiel est formateur des deux autres régions de la racine.

Pour produire l'écorce, les cellules de l'étage externe commencent par se dédoubler à l'aide de parois transversales. Une ou deux cellules moyennes ne subissent pas cependant de divisions : elles deviennent initiales de l'écorce. Ce mode de segmentation, suivi de la formation de cloisons radiales, continue à se manifester, de telle façon que les nouvelles parois apparaissent en dedans des anciennes. Cette multiplication, dans le sens centripète de l'assise génératrice de l'écorce, amène l'augmentation du nombre des assises corticales. Les cellules de l'écorce sont disposées, dans cette espèce, en séries verticales ou longitudinales régulières, fait qui tient à ce que les cloisons tangentielles qui se produisent sont parallèles entre elles et s'ajustent d'une cellule à l'autre. Le nombre des assises corticales est assez considérable lorsque la racine a acquis une longueur telle qu'elle est sur le point de sortir des tissus de la tige.

La coiffe et l'assise pilifère proviennent des cellules de l'étage superficiel qui se divisent plusieurs fois par des cloisons tangentielles nées en direction centripète, ainsi que par des parois radiales. Le premier partage de l'assise génératrice de ces régions s'effectue en même temps que celui de l'écorce.

Les cellules de la coiffe sont rangées en séries longitudinales régulières.

L'endoderme de la tige participe au développement de la racine; ses cellules se segmentent dans le sens radial et engendrent une assise superficielle de calotte. Les faisceaux conducteurs de la racine se rattachent au flanc du bois de la tige, près duquel elle a pris naissance. Ce raccord a lieu à l'aide d'éléments vasculaires courts, réticulés; les premiers parus sont en relation directe avec les vaisseaux de la tige.

Les racines de *Ranunculus Lingua* offrent les mêmes phases de développement que celles du *Ranunculus aquatilis*.

Certaines racines du *Ranunculus Lingua* naissent au niveau de la bifurcation d'un faisceau. De plus les éléments vasculaires de la base des racines sont ponctués.

Ainsi les racines de ces deux Renoncules naissent aux dépens de cellules appartenant à un péricyle entourant chaque faisceau et se développent généralement sur le flanc de ces faisceaux.

II. — Racines naissant dans l'intervalle des faisceaux libéro-ligneux.

Les plantes qui donnent des racines adventives ayant leur origine dans l'assise périphérique du cylindre central et dans l'intervalle des faisceaux libéro-ligneux sont beaucoup plus nombreuses.

J'ai remarqué une telle disposition dans les *Callitriche stagnalis* Scop., *Mercurialis perennis* L., *Ficus repens* Vild., *Polygonum cuspidatum* Sieb., *Oxalis stricta* L., *Montia rivularis* Gm, dans quelques Rosacées (*Alchimilla vulgaris* L., *Potentilla reptans* L.), dans les *Hydrocotyle vulgaris* L., *Chrysosplenium oppositifolium* L., *Hedera reticulata* DC. C'est dans cette catégorie que se rangent aussi les végétaux à fleurs gamopétales suivants : *Omphalodes verna* Mœnch, certaines Gentianées (*Villarsia nymphoides* Vent., *Menyanthes trifoliata* L.), *Tecoma radicans* L., etc.

Les racines d'un grand nombre de Labiées, parmi lesquelles il faut citer *Mentha arvensis* L., *Glechoma hederacea* L., sont aussi dans ce cas, tandis que le *Lamium album* L. produit des racines en face des faisceaux vasculaires. Les Synanthérées rentrent de même dans ce groupe.

Je commencerai l'étude de ce groupe par le *Callitriche stagnalis*, qui forme des racines latérales dont l'origine et le mode de développement offrent une très grande simplicité et sont par suite très faciles à observer.

CALLITRICHE STAGNALIS Scop.

Les racines de cette plante aquatique se produisent aux nœuds de la tige. Elles se rencontrent généralement au nombre de deux en cet endroit, occupant chacune l'espace que laissent entre elles deux feuilles opposées. Certains nœuds ne possèdent qu'une seule racine, tandis qu'on peut trouver deux rangées opposées de deux ou trois dans le voisinage d'autres nœuds.

Les racines qui se développent en premier lieu naissent dans la portion de la tige assez voisine du sommet, là où les entre-nœuds n'ont encore atteint qu'une très faible longueur. Elles se produisent au niveau des points où les faisceaux s'échappent de la région centrale de la tige pour gagner les feuilles en suivant dans leur trajet caulinaire une direction presque horizontale.

L'écorce de la tige constitue plusieurs assises de cellules arrondies, entre lesquelles se trouvent de petits méats. Ces assises sont disposées en files radiales assez régulières. L'écorce se termine, à sa région profonde, par une rangée de cellules rectangulaires, qui sont aussi opposées aux éléments plus externes (pl. VII, fig. 1, *en*). Malgré l'absence de plissements sur leurs faces radiales, ces cellules doivent être considérées comme faisant partie de cette zone à laquelle on a réservé le terme d'endoderme. Cette assise cellulaire ne peut être confondue avec la masse centrale du tissu.

Les éléments qui lui sont immédiatement sous-jacents ont une taille moindre et alternent en grande partie avec ces derniers (fig. 1, *p*).

On remarque dans le cylindre central un système libéroligneux qui forme aux nœuds deux groupes opposés se regardant par leurs plus petits vaisseaux. Chacun de ces groupes a souvent l'aspect d'un éventail tournant sa pointe vers le centre. Le bois est composé de vaisseaux dont les plus petits spiralés occupent le centre de la tige, tandis que les externes ont leurs parois munies d'épaississements réticulés.

Le liber adossé à chaque faisceau constitue deux ou trois petits îlots de cellules qui se distinguent nettement des éléments environnants, tant par leurs faibles dimensions que par l'épaisseur plus grande de leurs membranes (fig. 1, *l*).

Ces massifs libériens ne touchent point l'endoderme ; entre eux et cette dernière couche, s'étend une assise de cellules plus grandes et dont les parois sont minces. Aucune de ces cellules n'offrent de ponctuations grillagées, caractéristiques du liber. Cette assise n'est autre que le péricycle (fig. 1, *p*).

Le segment compris entre les deux flancs de chaque faisceau et l'endoderme est occupé par deux ou trois assises de cellules dont la plus externe se continue avec la portion du péricycle située au dos de la région libérienne des faisceaux ; aussi cette assise doit-elle être regardée comme faisant partie du même tissu, c'est-à-dire du péricycle.

Lorsque du liber et du bois secondaires se forment entre les faisceaux, l'assise cellulaire périphérique du cylindre central ne concourt point à leur production. Ces tissus s'organisent aux dépens d'une rangée plus profonde. C'est généralement la deuxième assise qui devient génératrice des formations libéro-ligneuses. Pour cela elles se segmentent activement par des cloisons tangentielles. Les cellules extérieures nées de ce cambium se différencient en liber, les internes engendrent des vaisseaux.

Les racines latérales naissent dans l'intervalle des faisceaux ; elles tirent leur origine de l'assise cellulaire la plus externe

du cylindre central. Les cellules plus internes ne jouent qu'un rôle accessoire dans la production de ces organes.

Les cellules de l'assise périphérique commencent par s'allonger dans le sens radial et se partagent ensuite par une cloison transversale. Deux nouvelles assises superposées se détachent ainsi (fig. 1), l'une externe *b*, l'autre interne *a*.

La suite du développement est signalée par de nouvelles divisions qui se manifestent dans la rangée cellulaire périphérique, alors même que l'on n'en aperçoit encore aucune trace dans la rangée profonde. Elles ont aussi lieu à l'aide de cloisons tangentielles.

C'est dans les éléments médians qu'apparaissent les premières cloisons. Le dédoublement se poursuit dans les cellules latérales, toutefois il n'atteint pas une cellule placée à chaque extrémité, qui demeure très longtemps indivise. L'ébauche de la racine est alors composée de trois étages de cellules *éc*, *co*, *cc*.

Pendant que s'opèrent ces divisions dans l'assise périphérique, les cellules plus internes ne subissent aucune partition. Leurs segmentations n'ont lieu que tardivement, quand la racine a déjà acquis une dimension notable. Ces cellules servent à établir le raccord vasculaire entre la racine et la tige.

La racine s'organise donc tout entière aux dépens de la première assise du cylindre central, et comme cette dernière n'engendre point dans la tige de liber et de bois secondaires, l'opinion de M. Reinke qui fait dériver les racines adventives naissant entre les faisceaux, du cambium interfasciculaire n'est point ici confirmée.

A un stade plus avancé du développement, les cellules de l'étage profond se mettent à proliférer par des cloisonnements dirigés en tous sens. La multiplication étant toujours plus active dans la région moyenne de cet étage, il se produit un mamelon conique, rudiment du cylindre central qui s'agrandit de plus en plus.

La figure 2 représente les premières divisionsde l'étage profond. *cc* est le petit massif né de ces partitions, les autres étages

éc et *co* n'ont encore subi aucun changement. Le cylindre central de la racine est plus développé dans les figures 3 et 4, *cc*.

Le cylindre central est de très bonne heure distinct des formations dérivées des deux autres étages de péricycle. Il est limité à sa surface par une ligne épaissie. Ce système n'acquiert jamais une grande épaisseur. On compte environ dix rangées longitudinales d'éléments dans les endroits où il est le plus large et lorsque la racine a atteint une longueur correspondant à l'épaisseur de l'écorce caulinaire. On y observe au sommet deux cellules initiales.

L'étage moyen fournit l'écorce de la racine. Les cellules commencent à se diviser par des cloisons radiales, puis se segmentent dans le sens tangentiel. Les premières cloisons tangentielles apparaissent dans les éléments latéraux, puis successivement dans les cellules moyennes.

Toutefois il ne s'en produit jamais dans la cellule médiane, dans celle qui doit se trouver sur l'axe de la racine. Cette cellule deviendra initiale de l'écorce. L'écorce s'accroît en épaisseur par la formation de nouvelles cloisons tangentielles qui s'établissent dans le sens centripète. Ce mode de division s'opère avec une très grande régularité, aussi les cellules sont-elles ajustées en séries longitudinales et transversales régulières. L'écorce d'une racine dont l'extrémité est en contact avec l'épiderme de la tige possède environ 6 à 8 files longitudinales de cellules.

La figure 3 montre la formation des premières assises de l'écorce *éc* aux dépens de l'étage moyen. Dans la figure 4 ce tissu est composé de quatre assises.

Les cellules de l'étage externe engendrent l'assise pilifère et la coiffe. Des cloisons radiales se produisent d'abord. On voit se former plus tard une cloison tangentielle (fig. 3, *co*) dans les cellules médianes. La rangée cellulaire la plus interne se dédouble ensuite. Il en résulte que l'étage externe est partagé en 3 assises superposées (fig. 4, *co*). Le cloisonnement tangentiel se continuant dans le sens centripète, la coiffe augmente le nombre de ses assises.

L'endoderme de la tige contribue à la production de la racine. Les cellules gorgées de protoplasma se divisent d'abord par des cloisons radiales. Cette assise demeure assez longtemps simple. On peut rencontrer cette disposition sur des racines déjà développées, dont l'écorce est composée de 4 assises (fig. 4, *ca*).

Cet état est passager, car on voit plus tard les cellules de l'endoderme qui sont dans le prolongement de l'axe de la racine s'allonger dans le sens radial et se partager ensuite par une cloison tangentielle. L'endoderme alors fournit deux assises externes de calotte. Je n'ai jamais observé plus de deux assises de nature endodermique dans les racines qui sont enfermées dans les tissus de la tige.

Les faisceaux ligneux de la racine s'ajustent sur les deux faisceaux de la tige. Les éléments vasculaires sont courts, irréguliers, réticulés, ils sont produits par les cellules sous-jacentes au péricycle.

CHRYSOSPLENIUM OPPOSITIFOLIUM L.

Les racines qui poussent sur les rameaux souterrains ou sur les branches couchées sur le sol, naissent dans le voisinage des nœuds où elles forment deux rangées de chaque côté des faces de la tige situées entre l'insertion des feuilles opposées.

La tige possède une écorce très distincte, limitée en dedans par un endoderme à larges cellules pourvues de plissements sur leurs faces latérales.

Le cylindre central débute par une assise de cellules polygonales plus petites que l'endoderme, contre laquelle s'appuient des îlots de liber, qui se reconnaissent facilement des éléments du péricycle par leur plus faible dimension. Ces îlots sont séparés les uns des autres par des rayons médullaires composés de deux ou trois rangées radiales de cellules polygonales.

Lorsque des formations libéro-ligneuses secondaires se produisent dans l'intervalle des faisceaux primaires, elles ne tirent pas leur origine de l'assise périphérique du cylindre central, mais de la deuxième ou troisième assise interne. Les racines naissent vis-à-vis des espaces interlibériens. Elles ont pour siège de leur formation l'assise périphérique du cylindre central. Celle-ci commence par se dédoubler en deux assises à l'aide d'un cloisonnement tangentiel. Ce mode d'origine rappelle ce qui se passe dans le *Callitriche*, mais la suite du développement diffère un peu de ce qui a lieu dans cette dernière espèce. Dans le *Callitriche*, un nouveau cloisonnement tangentiel s'opère dans l'étage externe provenant du dédoublement primitif du péricycle et a pour conséquence l'établissement de 3 rangées cellulaires superposées. Ici, au contraire, l'étage externe reste pendant quelque temps indivis et les divisions nouvelles débutent dans l'étage interne. Elles produisent le cylindre central de la racine, qui n'offre ainsi qu'un faible diamètre. Ce corps central est aussi très distinct de l'écorce de la racine, il présente à son sommet une cellule initiale.

Quand l'étage interne générateur du cylindre central a subi quelques partitions, l'étage externe se cloisonne tangentiellement pour fournir deux rangées de cellules.

La rangée profonde engendre l'écorce. Celle-ci finit par s'accroître aux dépens de deux initiales. Une racine qui n'est séparée de la surface de la tige que par l'épiderme possède environ 8 assises d'écorce disposées régulièrement.

La rangée externe produit l'assise pilifère et une grande partie de la coiffe. Mais il est à remarquer que cette rangée ne se partage que très tard. L'écorce de la racine comprend déjà 4 assises alors même qu'il n'y aucun cloisonnement dans l'assise génératrice de la coiffe. L'endoderme de la tige donne naissance à une seule assise de calotte.

La racine de cette plante provient tout entière du péricycle, les cellules des rayons médullaires restent comme dans l'espèce précédente inactives pendant un certain temps, elles

se multiplient seulement par quelques cloisons, à une époque très avancée du développement. Quelques-unes de ces cellules s'organisent en éléments petits, réticulés, que l'on rencontre à la base de la racine et en contact avec les vaisseaux de la tige.

MONTIA RIVULARIS Gm.

Le *Montia rivularis* offre, comme les deux dernières plantes, un cylindre central bien tranché, qui débute par un péricycle composé d'une seule assise de cellules. Ce péricycle n'engendre point de bois et de liber secondaires interfasciculaires, formations qui ont leur source dans l'assise immédiatement adossée à l'assise périphérique du cylindre central. Cette assise ne joue ici qu'un rôle accessoire dans l'organisation des racines, elle se multiplie peu et tardivement. La fonction de produire les racines est dévolue au péricycle.

Le développement des tissus présente une très grande analogie avec celui que l'on observe dans le *Veronica Beccabunga* et le *Chrysosplenium*, aussi n'insisterons-nous point sur ce fait. Le cylindre central très petit présente trois initiales à son extrémité.

L'écorce, peu épaisse puisqu'elle ne possède que 5 à 6 assises longitudinales régulières de cellules, est munie de deux cellules initiales.

La différence importante qui existe entre le développement des racines du *Montia* et celles des deux précédentes tient à ce que l'endoderme de la tige demeure inactif et ne donne point naissance à une calotte. Cette particularité se rencontre aussi dans le *Stellaria nemorum*.

MENTHA ARVENSIS L.

Dans le *Chrysosplenium*, le *Callitriche*, l'assise cellulaire sous-jacente à l'assise périphérique du cylindre central reste toujours indivise ou ne se multiplie que très tard lorsque la

racine a atteint une longueur assez grande; dans les *Mentha*, *Glechoma*, *Hieracium*, etc., les éléments qui sont appliqués à la face interne de l'assise périphérique se divisent de bonne heure et les cellules qui en dérivent s'ajoutent aux éléments nés du péricycle pour constituer la base du cylindre central de la racine. La segmentation des cellules du péricycle et celle des cellules des rayons médullaires ne s'effectuent point simultanément. Le cloisonnement débute toujours dans le péricycle.

La tige souterraine du *Mentha arvensis* présente, aux nœuds dans lesquels se produisent des racines, une écorce limitée en dedans par un endoderme dont les cellules sont munies de plissements. On rencontre dans le cylindre central quatre gros faisceaux entre lesquels sont intercalés des faisceaux plus petits. Ces faisceaux sont séparés de l'endoderme par une assise de péricycle. Dans leur intervalle s'étend une bande composée de trois ou quatre rangées de petites cellules polygonales. L'assise la plus externe de ces cellules se relie directement au péricycle qui revêt le dos des faisceaux. Une racine se développe dans l'espace existant entre un gros et un petit faisceau.

Au moment où va se former un de ces organes, les cellules de l'assise périphérique s'allongent dans le sens radial, puis se partagent chacune par une cloison tangentielle. Pendant que se produit ce dédoublement du péricycle, les cellules plus profondes augmentent leur volume, mais ne se divisent point.

Leur multiplication commence seulement au moment où apparaissent de nouvelles cloisons dans la rangée cellulaire interne provenant du péricycle.

Vient-on à suivre le développement de cette dernière, on remarque qu'elle forme la plus grande partie du cylindre central de la racine.

Les cellules sous-jacentes au péricycle se segmentent très peu par quelques cloisons obliques pour constituer par leur ensemble la base du cylindre central.

Le cylindre central est aussi distinct que celui des racines de *Callitriche* et de *Veronica*.

L'écorce et les autres tissus sont engendrés par l'assise externe résultant du premier dédoublement du péricycle. Leur développement est identique à celui des tissus homologues des racines de *Veronica*. L'écorce ne possède qu'une seule assise d'initiales.

L'endoderme fournit aussi une rangée de calotte.

Un développement analogue dans ses traits essentiels se rencontre dans les *Glechoma hederacea*, *Villarsia nymphoides*, *Hieracium Pilosella*, *Menyanthes trifoliata*.

La limite entre les divers systèmes de tissus n'est pas aussi tranchée au début dans les *Villarsia* et *Hieracium Pilosella*, mais la démarcation s'affirme plus tard. Il est facile de distinguer le cylindre central et l'écorce, qui sont séparés l'un de l'autre par une ligne nettement accusée.

Dans l'*Hieracium Pilosella*, les cellules de l'endoderme caulinaire se divisent chacune par une cloison tangentielle pour produire deux assises de calotte.

ALCHIMILLA VULGARIS L.

Le rhizome d'*Alchimilla* dans lequel se développent des racines latérales présente une écorce limitée intérieurement par un endoderme dont les cellules sont petites et rectangulaires (pl. IX, fig. 12, *en*). Cette assise, primitivement simple, se divise plus tard par des cloisons tangentielles pour donner naissance, comme l'a constaté M. Costantin (1), à une couche subéreuse. Contre la face interne de l'endoderme, s'appuie un péricycle dont les éléments se distinguent facilement des cellules internes de l'écorce par leur taille plus grande et leur forme polygonale. Ce péricycle se montre fréquemment composé de deux assises (fig. 12, *pp*) en face des faisceaux libéroligneux primaires; les cellules de l'assise externe alternent

(1) Costantin, *Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones* (*Ann. sc. nat.*, 6e série, t. XVI, p. 5, 1883).

avec celles de l'endoderme. On trouve dans le jeune rhizome un cercle de faisceaux primaires, séparés entre eux par des rayons médullaires assez larges. Les rhizomes plus âgés offrent un anneau complet de bois secondaire. Les formations libéro-ligneuses secondaires qui s'organisent dans l'intervalle des faisceaux primaires proviennent d'un cambium qui se produit aux dépens de la troisième assise cellulaire du cylindre central. Les deux assises externes qui se raccordent au péricycle superposé aux faisceaux ne prennent aucune part à ces productions.

Chaque racine naît aux dépens d'un segment de péricycle situé en face d'un espace interlibérien et d'un point où le cambium n'a pas encore produit de bois secondaire. L'assise du péricycle la plus active est l'assise externe, qui fournit non seulement la coiffe, l'assise pilifère et l'écorce, mais encore une grande portion du cylindre central de la racine; la deuxième assise fournit la partie inférieure de ce système. Au début de la formation, les cellules externes s'allongent dans le sens radial, les médianes plus que les latérales, puis dans chacune d'elles se produit une cloison tangentielle. Par suite de cet allongement, les cellules plus internes sont refoulées vers le centre de la tige, tandis que les externes font saillie à la périphérie du cylindre central.

Dans un deuxième stade du développement, chacun des étages ainsi produits se multiplie à son tour. L'étage profond allonge ses cellules médianes, qui se divisent d'abord chacune par une cloison transversale (fig. 12, *f*).

L'étage superficiel se dédouble aussi à son tour de la même manière, c'est-à-dire à l'aide d'une cloison tangentielle qui apparaît en premier lieu dans chaque cellule médiane, puis ensuite dans les cellules plus éloignées. Ce dédoublement ne s'effectue point dans les éléments extrêmes. Si l'on examine à cette période la structure de la jeune racine, on distingue nettement l'assise externe du péricycle accrue en diamètre. Le péricycle ainsi différencié se présente sous l'aspect de plusieurs files radiales de cellules, correspondant chacune à

une cellule primitive partagée, dans la région moyenne, en quatre cellules généralement rectangulaires plus étendues dans le sens tangentiel que dans le sens du rayon.

Quelle est la destination de ces nouvelles couches?

L'étage inférieur dédoublé est l'origine du cylindre central de la racine. Celui-ci est à peine distinct, au début, des autres systèmes de tissu, parce que la paroi limitante est d'épaisseur égale à celle des autres cloisons. Cette paroi du cylindre central devient facilement reconnaissable à une époque plus reculée (pl. IX, fig. 14, *cc*). Tout ce système n'est pas entièrement constitué par une partie de l'assise externe du péricycle, l'assise interne contribue aussi à sa formation; mais ses cellules, refoulées profondément par la multiplication de l'assise externe, ne se multiplient que peu à l'aide de cloisons dirigées en tous sens : la masse qui en provient s'ajoute aux produits de l'assise externe pour entrer dans la composition de la base du cylindre central. J'ai pu observer, au sommet de ce cylindre, une grande cellule initiale lorsqu'il a acquis une certaine longueur.

L'écorce naît aux dépens de l'assise interne (pl. IX, fig. 13, *ee*) provenant du dédoublement de l'étage périphérique; l'origine de la distinction entre cette région et le cylindre central d'une part, l'assise pilifère et la coiffe d'autre part, n'est pas nettement accusée. Mais, si l'on songe que le tissu cortical ne s'accroît que par le jeu d'une assise d'initiales, on pourra, cette assise étant reconnue par un examen attentif, suivre vers la base de la racine les divisions de ce tissu cortical et établir, par suite, sa limite (fig. 14, *co*).

Dès que les premières segmentations ont lieu dans l'écorce, l'assise externe (fig. 13, *co*), née du péricyle, se multiplie dans la direction centripète pour fournir l'assise pilifère et la coiffe (fig. 14, *co*).

Au moment où le péricycle se divise pour fournir les tissus de la racine, l'endoderme, gorgé de protoplasma, se divise par des cloisons tangentielles pour donner naissance à une couche de cellules dont les parois se subérifient plus tard.

Comme cet endoderme est très actif à l'apparition des rudiments de racine, il ne meurt point dans la région placée en face de ces jeunes racines, mais se divise par quelques cloisons tangentielles et ensuite radiales. Il développe autour de l'extrémité de la racine quelques assises externes, qui s'ajoutent ainsi aux autres assises de la coiffe produites par le péricycle (fig. 14).

Les éléments vasculaires de la base de la racine, qui se joignent au bois de la tige, se présentent sous l'aspect de courtes cellules à parois épaissies, lignifiées et pourvues de nombreuses ponctuations simples. Ces éléments sont très serrés les uns contre les autres; ils constituent, par leur ensemble, un triangle dont les angles internes se réunissent au bois secondaire des deux faisceaux voisins, tandis que sa base s'insère sur de gros vaisseaux ponctués secondaires placés en face de la racine et produits tardivement par le jeu du cambium.

En résumé, les racines de l'*Alchimilla vulgaris* naissent aux dépens de l'assise externe du péricycle, qui se différencie de bonne heure en trois régions : cylindre central, écorce, coiffe. Chacun de ces systèmes se développe simultanément; l'endoderme fournit plusieurs assises externes de calotte.

MERCURIALIS PERENNIS L.

Comme les racines d'*Alchimilla*, les racines des pousses souterraines de *Mercurialis perennis* naissent dans l'intervalle des faisceaux, aux dépens d'un péricycle composé de deux assises. C'est aussi principalement l'assise externe qui fournit presque tous les tissus de la racine; l'assise interne n'engendre que les éléments de la base du cylindre central.

L'endoderme caulinaire se partage aussi très activement et fournit, dès le début du cloisonnement du péricycle, plusieurs assises externes de calotte. Le développement diffère de celui de l'*Alchimilla* par le mode de cloisonnement, qui s'opère d'une façon moins régulière.

Comme dans le cas précédent, l'assise externe du péricycle commence à se dédoubler en deux étages. Chacun de ces deux étages ne tarde pas à se partager simultanément.

Il est ici très difficile d'établir, au début, une ligne de démarcation bien tranchée entre les produits de ces deux nouvelles assises. Cela tient à ce que les cloisonnements se succèdent très rapidement et ont lieu dans différentes directions. Par suite de cette grande activité dans les segmentations, les parois de séparation des deux étages restent longtemps minces. Aussi le cylindre central n'est pas, à l'origine, nettement limité des autres systèmes de tissus. Plus tard seulement le cylindre central est distinct de l'écorce de la racine. Ce fait se remarque lorsque l'organe a atteint une longueur égale environ à la moitié de l'épaisseur du tissu cortical de la tige.

Quand le cylindre central est suffisamment développé, il est composé d'un grand nombre de rangées longitudinales de cellules étroites et allongées suivant son axe. On y trouve, à son sommet, trois initiales dont une est médiane.

Bien qu'au début la distinction entre ce système et l'écorce soit peu marquée, on peut toutefois reconnaître à quel étage le cylindre central doit son origine.

Vient-on, en effet, à suivre le pourtour du cylindre central d'une racine qui n'a atteint qu'une faible dimension, on voit que la ligne de démarcation entre ce groupe de tissus et l'écorce vient aboutir, vers la base de l'organe, à quelques cellules latérales du péricycle, qui n'ont subi que quelques partages. Ces cellules extrêmes sont seulement divisées en deux cellules par une cloison tangentielle. C'est à cette cloison intermédiaire que se rattache la ligne marquant la limite périphérique du cylindre central. Cette disposition montre que le cylindre central provient de divisions qui s'opèrent dans l'étage interne né du dédoublement primitif du péricycle. Les autres systèmes de tissus : écorce, assise pilifère et coiffe, se produisent aux dépens de l'étage externe; mais toutes ces parties restent longtemps confondues. Dans un âge avancé,

on distingue l'ensemble des initiales de l'assise pilifère et de la coiffe du méristème cortical. Les cellules de ces derniers sont plus irrégulières, assez grandes comparativement à celles de la coiffe, qui se divisent par des cloisons régulièrement parallèles à la surface de l'organe.

Les faisceaux ligneux de la base de la racine s'ajustent sur le bois secondaire des deux faisceaux caulinaires voisins.

Les éléments de ces faisceaux de la racine, qui sont en communication directe avec ceux de la tige, ont la forme de rectangles ou d'ellipses dont les parois épaissies et lignifiées sont percées de nombreuses ponctuations.

HEDERA RETICULATA DC.

Les crampons de cette espèce de Lierre ont aussi pour origine le péricycle interfasciculaire. Les deux ou trois rangées de cellules appartenant aux rayons médullaires contribuent en outre à produire une partie de ces organes. Le début de leur multiplication s'effectue au même instant que les cellules périphériques du cylindre central.

L'examen d'une coupe transversale de tige, au niveau où se développent des racines latérales, montre un anneau libéro-ligneux d'où l'on voit s'échapper par place des faisceaux à section triangulaire dont la pointe est tournée vers le centre de la tige. Ces faisceaux, destinés à la feuille voisine, font une saillie assez prononcée au pourtour extérieur du cylindre central de la tige. Une racine se développe vis-à-vis l'espace compris entre un faisceau foliaire et le groupe libéro-ligneux caulinaire voisin.

Le péricycle est très reconnaissable au dos des faisceaux, il y forme une couche composée de deux ou trois assises de petites cellules polygonales, incolores et dépourvues d'amidon, qui se distinguent très bien de l'assise interne de l'écorce dont les cellules dépourvues de plissements sont volumineuses et renferment de la chlorophylle.

La limite entre l'écorce et le cylindre central est moins

nette dans l'intervalle des faisceaux, parce que les cellules interfasciculaires deviennent plus volumineuses et acquièrent souvent de la chlorophylle comme des éléments de l'écorce, mais elles sont beaucoup plus petites.

Lorsqu'une racine va se former, on voit un groupe de cellules gorgées de protoplasma augmenter de volume et se diviser. Les cellules externes en voie de prolifération se continuent de chaque côté avec l'assise interne de l'écorce : elle appartient à ce dernier tissu. Les cellules se divisent seulement par une ou deux cloisons radiales obliques pour donner naissance à une assise de calotte. La segmentation se manifeste principalement dans les rangées cellulaires du corps central. Le plus souvent deux ou trois de ces assises subissent des partitions.

Vient-on à suivre le développement de chacune d'elles, on voit que l'assise périphérique se segmente d'abord en deux étages par des cloisons minces transversales, dirigées un peu obliquement; l'étage le plus externe se dédouble ensuite par des cloisons inclinées. Il en résulte alors trois nouvelles rangées, dont chacune a une destination spéciale. Chacun de ces étages se multiplie, mais de façon différente. Ces segmentations ont lieu sans ordre, et les groupes d'éléments qui en naissent ne se distinguent point facilement les uns des autres pendant quelque temps. Cette difficulté tient à la rapidité des cloisonnements et à l'orientation diverse des cloisons.

L'étage externe commence à se diviser dans sa région moyenne par quelques cloisons obliques détachant en ce lieu quelques petites cellules irrégulières qui, jointes au reste des cellules encore indivises, viennent constituer l'assise pilifère et une ou deux assises de coiffe. L'assise pilifère est composée de grandes cellules rectangulaires, à longs côtés perpendiculaires à la surface de la racine. Toutes les cellules de l'étage moyen se multiplient simultanément pour donner l'écorce. Ce phénomène a lieu à l'aide de parois inclinées en différents sens, il se répète rapidement en direction centripète, et abou-

tit à la création de quelques couches irrégulières de cellules polyédriques.

Au début de la segmentation, les cellules situées près de l'axe de la jeune racine se dédoublent pour produire d'abord deux assises d'initiales d'écorce; puis l'assise interne se divise plus tard en deux et on trouve bientôt trois couches d'initiales.

Quant à l'étage interne, il est l'origine d'une partie du cylindre central de la racine. Les divisions des cellules primitives s'effectuent en même temps que celles des deux autres étages. La base du cylindre central provient de segmentations qui ont lieu dans une ou deux assises de cellules internes, touchant à la couche formatrice de la plus grande partie des tissus de la racine.

Le rudiment du cylindre central est longtemps peu distinct des autres formations, ce n'est que lorsque l'écorce a acquis 4 à 5 couches dans sa plus grande largeur que l'on aperçoit nettement la limite entre ces deux systèmes.

Un mode d'origine et d'évolution identique dans ses traits généraux se remarque dans les racines de *Ficus repens* et de *Tecoma radicans*. Les cloisonnements sont très irréguliers dans ces plantes, et la démarcation entre les différents systèmes de tissus ne se reconnaît que dans une période assez avancée du développement.

OXALIS STRICTA L.

Les racines d'*Oxalis stricta* offrent beaucoup d'analogie dans leur formation avec celles de *Polemonium* et d'*Epilobium*. Comme ces dernières, elles naissent d'un péricycle qui est composé de plusieurs assises. L'assise externe du péricycle est destinée à engendrer la coiffe, l'assise pilifère et l'écorce; l'assise voisine donne naissance au cylindre central de la racine.

On n'observe de différence importante que dans la situation des racines. Dans le *Polemonium*, c'est le péricycle superposé

aux faisceaux, qui est générateur des racines. Ici, au contraire, ces organes ont pour origine le péricycle situé en face d'espaces interfasciculaires.

Il est à remarquer que l'assise interfasciculaire qui fournit la grande partie du cylindre central d'une racine se raccorde directement avec l'assise interne du péricycle adossée aux faisceaux; elle ne correspond point au cambium, producteur des formations libéro-ligneuses secondaires intrafasciculaires.

Ajoutons, enfin, qu'une assise de calotte provient de la portion d'endoderme de la tige qui est en contact avec le péricycle générateur des racines.

II. — Racines dont le cylindre central est seul produit par le péricycle et dont les autres régions proviennent de l'écorce de la tige.

Les cas où le cylindre central des racines latérales est seul formé par le péricycle de la tige, tandis que ses autres tissus dérivent de l'endoderme ou des assises corticales internes, appartiennent à un petit nombre de plantes.

Dans ses recherches sur la formation des radicelles, M. Janczewski (1) n'a rencontré ce fait que dans deux familles : les Légumineuses et les Cucurbitacées. De notre côté, nous avons vu de pareils exemples dans quelques plantes de la famille des Légumineuses.

Lotus uliginosus Schk. — Le *Lotus uliginosus* est une des plantes de la famille des Papilionacées chez lesquelles on peut le mieux observer le développement des racines latérales, aussi l'avons-nous choisi comme type. Les racines n'apparaissent que sur les longs stolons de cette espèce; elles sont situées, au nombre de deux, au-dessous de l'insertion appa-

(1) Janczewski, *loc. cit.*

rente d'une feuille écailleuse. Chacune d'elles est insérée près de chaque bord foliaire.

Pour bien se rendre compte de la situation qu'occupent dans la tige les divers tissus, et par suite facilement saisir de quels tissus les systèmes de la racine tirent leur origine, il est nécessaire d'étudier la structure de la tige dans une portion assez âgée, car il n'est point facile de connaître à quelles assises cellulaires appartient l'endoderme et quels éléments doivent être considérés comme péricycle, si l'on observe des parties jeunes.

Ce qui attire principalement les regards, lorsqu'on examine une section transversale d'une tige pratiquée dans les points où apparaît le cambium, c'est un cercle constitué par des groupes isolés renfermant chacun du liber *l*, et du bois *b* (pl. XI, fig. 25). Ces groupes sont séparés les uns des autres par du parenchyme dont les éléments sont volumineux. Chacun de ces massifs, pris séparément, contient à sa partie externe un arc formé par des fibres dont les parois sont épaissies (fig. 15, *ps*), et contre lequel s'appuient les petits éléments du liber mou. On doit envisager cet arc fibreux comme un péricycle qui, comme cela se remarque dans bien des plantes, devient scléreux vis-à-vis des faisceaux libéro-ligneux. On remarque, en dehors de ce sclérenchyme et directement appliqué contre lui, une couche de grandes cellules (fig. 25, *en*) divisées par des cloisons tangentielles parallèles et très rapprochées les unes des autres. Cette couche en voie de partage n'existe pas seulement vis-à-vis des faisceaux, mais s'étend en un anneau complet. Elle doit être regardée comme l'endoderme ; ses cellules, en effet, sont, la plupart, opposées aux cellules plus externes faisant, à n'en pas douter, partie du tissu cortical. Cet endoderme est, dans le jeune âge, composé d'une seule assise de cellules ; il ne se cloisonne que tardivement pour donner naissance à une couche subéreuse, comme l'a fait voir M. Costantin (1).

(1) Costantin, *loc. cit.*

Lorsque l'endoderme n'a point encore subi de divisions, il est difficile d'assigner une limite entre l'écorce et le pourtour du cylindre central; la démarcation de ces deux régions est visible, il est vrai, vis-à-vis des faisceaux vasculaires où le péricycle est devenu scléreux; mais dans les points opposés aux espaces interfasciculaires, là où le tissu est composé de grandes cellules remplies d'amidon, cette démarcation s'établit avec difficulté. C'est seulement au moment où naissent des cloisons dans l'endoderme, que la séparation entre l'écorce et le cylindre central de la tige devient tranchée.

Revenons maintenant au péricycle. Nous avons vu que le péricycle se présente sous l'aspect d'un amas de fibres lignifiées, en face des faisceaux libéro-ligneux. Il est, au contraire, parenchymateux en face des espaces interfasciculaires (fig. 25, *p*). Les cellules sont grandes et entourées de parois minces. Si l'on observe une tige quand se produit du cambium dans ces espaces, on reconnaîtra la limite interne de cette partie du péricycle. Entre l'endoderme et le cambium, le péricycle constitue, en général, deux ou plusieurs assises irrégulières de cellules.

La structure de la tige étant connue, passons à l'étude de la formation des racines latérales. Celles-ci se produisent en face des espaces laissés par deux faisceaux voisins; elles naissent dans des parties très éloignées du sommet végétatif et dans des points où l'endoderme commence à se diviser.

Là où va apparaître une racine, l'endoderme se cloisonne plus activement (fig. 26, *en*) et les cellules du péricycle sous-jacentes, gorgées de protoplasma, subissent des segmentations (fig. 26, *p*). Ces dernières s'effectuent à l'aide de cloisons, tantôt transversales, tantôt obliques. Les cloisons qui se détachent dans les cellules primitives sont peu espacées entre elles. Ce cloisonnement, plus intense dans les cellules moyennes, s'amoindrit insensiblement vers les parties latérales, où les cellules toutefois sont toujours partagées en un nombre assez considérable d'étages superposés. Il résulte, du fait de la multiplication des cellules du péricycle et de l'endoderme,

deux masses de tissus. L'interne engendre le cylindre central (fig. 27, *cc*), l'externe, les autres systèmes de tissus de la racine (fig. 17, *m*). Le cylindre central se distingue au début de la masse divisée de l'endoderme, mais la limite de ce cylindre s'efface bientôt, surtout au sommet.

Le cylindre central, large et peu allongé à l'origine, s'accroît en longueur par les divisions successives du péricycle. L'écorce, l'assise pilifère et la coiffe ne sont point non plus distinctes à l'origine. On ne reconnaît ces divers tissus que lorsque la racine s'est suffisamment développée, mais cette distinction ne peut se faire que vers la base de la racine, car, à son sommet, les méristèmes se trouvent confondus. Comme l'a fait voir M. Janczewski (1) sur les racines de *Pisum sativum*, les initiales communes s'offrent vers l'extrémité de la racine sous l'aspect de plusieurs séries verticales de cellules, séparées les unes des autres par des cloisons transverses.

Quant aux faisceaux vasculaires qui établissent la liaison entre la racine et la tige, ils naissent sous forme de deux branches qui s'insèrent chacune sur la partie latérale du faisceau ligneux voisin. C'est à des vaisseaux ponctués du bois secondaire que ces faisceaux de raccord aboutissent.

Les éléments qui entrent dans la constitution de ces branches sont de faibles dimensions. Leurs parois, très épaissies et lignifiées, sont criblées d'énormes ponctuations simples.

III. — Racines dont les tissus ne sont point formés par le péricycle, mais par un méristème sous-libérien.

Les plantes qui ont été étudiées précédemment se caractérisent par le fait que tout au moins le cylindre central de leur racine a une origine péricyclique. Dans les cas les plus nombreux, la racine naît presque tout entière du péricycle. La coiffe, l'écorce et une grande partie du cylindre

(1) Janczewski, *loc. cit.*

central se produisent aux dépens de cette couche de la tige. Si le cambium prend part à la formation des racines, ce n'est que dans une faible mesure. Il sert à relier la racine à la tige.

Dans d'autres plantes peu nombreuses, dont les Légumineuses offrent un remarquable exemple, le cylindre central de la racine seulement est engendré par le péricycle, tandis que les autres tissus proviennent des dernières assises corticales de la tige.

Dans les *Viola* et *Vinca*, le péricycle ne joue aucun rôle dans la production des racines. Les tissus de ces organes naissent dans des couches sous-jacentes au liber primaire, dans celles qui sont normalement destinées à fournir du liber et du bois secondaires.

VIOLARIÉES.

Viola palustris L. — Les stolons filiformes du *Viola palustris* produisent, le long de leurs entre-nœuds, quelques racines latérales.

Celles-ci apparaissent dans des points éloignés du sommet végétatif. Il existe dans la tige un endoderme très net orné de plissements (pl. XI, fig. 28, *en*). Le système libéro-ligneux constitue un anneau complet à la périphérie duquel s'étend une assise de cellules polyédriques irrégulières, plus grandes que les éléments du liber sous-jacent. Cette assise n'est autre que le péricycle de la tige (pl. XI, fig. 28, *p*). Le liber est composé de petits îlots *l*, très rapprochés les uns des autres. En dedans de lui est le cambium *cam* et ensuite le bois *b*.

Toutes les portions du système libéro-ligneux ne sont pas développées au même degré. L'examen de la tige dans les points où doivent se former des racines montre dans cet anneau trois groupes plus différenciés des parties voisines par l'abondance plus grande de leurs vaisseaux ligneux. Ces trois groupes ou faisceaux font souvent saillie en dehors du cylindre de la tige. C'est dans ces faisceaux que se pro-

duisent les racines. Elles naissent aux dépens des cellules situées sous le liber, par conséquent à l'aide du cambium. Jamais on ne voit de divisions s'opérer dans le péricycle. Lorsque les racines vont apparaître, ce méristème intrafasciculaire constitue une assise dont les éléments interposés entre le liber et le bois bien constitués sont partagés chacun par une cloison transversale en deux cellules-filles.

Ce sont ces deux rangées cellulaires qui prennent part à la formation des racines. Chacune d'elles ne tarde pas à s'allonger dans le sens radial. Cet allongement s'opère dans les deux rangées en même temps, mais avec quelques différences. L'élongation des cellules de la rangée profonde s'effectue plus dans la région médiane. Les cellules moyennes de la rangée plus externe sont, au contraire, beaucoup moins allongées dans le sens radial.

Si l'on vient à suivre le développement de chaque étage, on voit que l'étage interne commence à se dédoubler par des cloisons tangentielles, avant que le même phénomène s'opère dans l'assise externe. Ces cloisonnements tangentiels, suivis de partages dans le sens radial (fig. 29, *cc*), se répètent un grand nombre de fois et se manifestent toujours avec plus d'activité dans la partie moyenne. Il en résulte un mamelon qui fait de plus saillie vers l'extérieur en soulevant l'étage externe. Ce mamelon est le rudiment du cylindre central de la racine. Les produits de l'étage interne sont faciles à suivre, car il existe de bonne heure entre eux et les éléments nés de l'assise externe, une limite très nette marquée par un trait accentué.

Lorsque le cylindre central a acquis un état assez avancé (fig. 30, *cc*), on trouve une initiale à son sommet.

Les éléments ligneux qui le relient au bois de la tige, vis-à-vis lequel le corps central est né, sont de courtes cellules rectangulaires dont les parois épaissies et lignifiées sont criblées de ponctuations simples, allongées. Les éléments se touchent latéralement à la base de la racine ; ils constituent un cône dont la partie évasée s'adosse aux vaisseaux de la tige,

tandis que la portion opposée s'effile et se continue avec les trachées de la racine.

Pendant que s'effectuent les premiers cloisonnements dans la rangée cambiale interne, de laquelle le cylindre central tire sa source, la rangée externe se partage aussi à l'aide d'une cloison transversale qui détache ainsi deux nouvelles assises (*co* et *éc*, fig. 29).

Ces assises se multiplient aussi en même temps. Les cellules latérales de l'assise interne s'allongent d'abord et se divisent ensuite par une paroi tangentielle. Le partage se produit ensuite dans les cellules rapprochées de l'axe de la racine. La division n'a pas lieu toutefois dans une cellule médiane qui subit seulement des partitions radiales et demeure initiale de l'écorce.

Celle-ci, *éc* (fig. 30), s'accroît ainsi en longueur par la division de cette cellule et augmente ses couches par l'établissement successif de cloisons tangentielles produites en direction centripète. Lorsque la racine est sur le point de sortir des tissus de la tige, son écorce est composée de cinq à huit assises de cellules.

Quant à la coiffe et à l'assise pilifère, elles proviennent des divisions de l'assise externe. Le nombre des rangées de la coiffe n'est jamais considérable tant que la racine demeure enfermée dans la tige. On trouve au plus six assises (*co*, fig. 30).

Les racines de *Viola odorata* L. naissent aux dépens du cambium et de la même manière. Cependant il n'est pas si facile de saisir les divers stades du développement. Le cylindre central de la racine n'est distinct de l'écorce qu'à une époque assez avancée et les cloisonnements se succèdent avec rapidité dans les cellules cambiales pour constituer les divers systèmes de tissus.

Le cylindre central est très large. Il est arrondi au sommet. Il ne m'a pas été possible de me rendre compte du nombre d'initiales, qui doit être considérable et doit varier d'une racine à l'autre.

L'écorce est plus épaisse que dans l'espèce précédente et s'accroît à l'aide de deux assises d'initiales.

APOCYNÉES.

Vinca major L. — On sait que certains rameaux de la Pervenche s'enterrent par leur extrémité jeune et que la portion souterraine pousse des racines latérales aux environs d'un nœud, de chaque côté duquel s'insèrent deux feuilles opposées. Souvent il n'existe que quatre racines disposées par paires entre la base des feuilles.

Les premiers indices des racines ne se montrent que dans les parties jeunes de la tige. Aussi, vient-on à examiner au microscope une section transversale de tige pratiquée au niveau où doivent se produire des racines, on observe les particularités suivantes. L'écorce est composée de grandes cellules arrondies ou polygonales. Sa limite interne est marquée par des éléments volumineux dans lesquels on remarque des cloisons transversales. Ces éléments ne peuvent être confondus, grâce à leur dimension, avec les cellules sous-jacentes qui font partie du cylindre central de la tige. Les cellules de celui-ci sont en effet beaucoup plus petites. Le système libéroligneux constitue un anneau continu de forme elliptique. On n'y voit encore que des formations primaires. Les vaisseaux ligneux forment seulement quatre groupes inégalement développés. Les deux plus complets sont placés chacun à l'extrémité du grand arc de l'ellipse, ils sont destinés aux feuilles; les deux autres, qui ne possèdent que deux ou trois vaisseaux, sont disposés en croix avec les premiers.

Le liber primaire est plus compliqué. Il est composé d'un grand nombre d'îlots très rapprochés les uns des autres.

Les éléments ont un très faible diamètre. En dedans du liber s'étend un anneau de cellules en voie de division, le cambium. Les îlots libériens ne sont pas directement en contact avec l'assise interne de l'écorce, ils en sont séparés par

quelques cellules polygonales plus grandes que celles du liber, mais moins volumineuses que les éléments corticaux. Elles constituent le péricycle. Celui-ci augmente d'épaisseur par la division de ces cellules et, à un âge avancé, les parois de ses éléments s'épaississent et se lignifient.

Le péricycle n'existe pas seulement au dos des îlots de liber, il se rencontre aussi vis-à-vis l'espace laissé entre eux. Cette portion de tissu s'avance même comme un coin entre les îlots et se termine au cambium sous-jacent. Elle n'est composée que deux ou trois rangées de cellules.

Bien qu'il existe un péricycle au pourtour du cylindre central, les racines ne prennent pas naissance à ses dépens.

Les cellules, origines d'une racine, sont situées en dedans de plusieurs îlots libériens primaires, elles font partie du cambium.

La bande de cambium qui doit fournir une racine est très étendue ; elle occupe la longueur correspondant à six ou sept îlots de liber.

Les cellules cambiales s'allongent dans le sens radial et se divisent par des cloisons transversales obliques. D'autres partitions se produisent ensuite et se succèdent rapidement. Elles s'effectuent avec plus d'activité dans une région médiane, de sorte que la racine se présente sous l'aspect d'un large mamelon arrondi qui fait saillie à la périphérie du cylindre central. Il m'a été impossible, malgré toutes mes recherches, de savoir comment naissent les divers systèmes de tissus. On ne peut en effet distinguer le cylindre central, l'écorce et la coiffe qu'à une période très avancée du développement. Le nombre des cellules primitives, leurs cloisonnements rapides et s'effectuant sans ordre ne permettent pas de saisir toutes les premières phases d'évolution de la racine.

Lorsque cet organe s'est accru considérablement, on peut apercevoir les limites entre les différents systèmes de tissus.

Le cylindre central s'offre alors sous l'aspect d'un cône dont la base est très évasée et le sommet large est arrondi. Le nombre des initiales est variable. Il en existe au moins

quatre. Il m'a semblé que parmi ces cellules une était toujours apicale. Une section transversale de la tige passant par l'axe d'une racine fait apercevoir la disposition des éléments ligneux qui établit la communication entre cet organe et les vaisseaux de la tige. Le bois de la racine est disposé en deux faisceaux latéraux qui se rattachent par leur extrémité à des vaisseaux de la tige situés en face du cylindre central de la racine. Les éléments qui sont en contact avec le ligneux de la tige ont l'aspect de rectangles ou de courts faisceaux dont les membranes très épaissies sont percées de ponctuations linéaires. A la suite de ces éléments ponctués viennent des cellules réticulées. L'écorce de la racine comprend un assez grand nombre d'assises de cellules disposées assez régulièrement. Cette écorce s'accroît à l'aide de plusieurs assises initiales.

Enfin la coiffe, moins épaisse que l'écorce, est composée de plusieurs assises de cellules rectangulaires arrangées de telle sorte que les cellules d'une assise ne correspondent point généralement avec celles des assises voisines.

IV. — Racines dont le cylindre central n'est point formé par le péricycle, mais par un méristème sous-libérien, et dont l'écorce et la coiffe sont seules développées par le péricycle.

RUBIACÉES.

Asperula odorata L. — C'est au voisinage des nœuds des pousses souterraines que se rencontrent les racines latérales de cette plante.

Elles siègent au-dessus de l'insertion apparente des feuilles écailleuses ; elles sont en général au nombre de quatre disposées en verticille.

La tige présente un tissu cortical bien développé dont les cellules de la couche interne (pl. XII, fig. 31, *en*) sont munies

sur leurs parois des plissements qui caractérisent l'endoderme.

Le système libéro-ligneux constitue un anneau continu.

Dans les portions jeunes de la tige, le liber forme de petits îlots dont les éléments ont un diamètre très peu considérable (pl. XII, fig. 31, *l*); ces îlots sont en contact avec un cambium *cam* qui constitue dans le cylindre central une zone non interrompue. Enfin le bois primaire présente des trachées et de gros vaisseaux spiralés.

Le péricycle offre ici une très grande épaisseur. Il s'étend entre l'endoderme et le contour des îlots libériens. Trois ou quatre assises de cellules arrondies ou polyédriques, entrent dans sa composition (fig. 31, *p*).

Voyons maintenant comment se forment les racines. Des cellules situées en dedans de quelques îlots de liber s'allongent dans le sens du rayon (fig. 32, *asl*). Celles qui se trouvent vis-à-vis l'intervalle de deux îlots libériens s'accroissent plus que les voisines. Cette région correspond à la partie médiane de la jeune racine. L'allongement cellulaire est bientôt suivi de divisions dans chaque cellule qui ont lieu suivant des directions très diverses. Dans certaines cellules les cloisons sont transversales, dans d'autres elles sont inclinées. Aux cloisonnements transversaux succèdent des partitions radiales. Les mêmes phénomènes recommencent dans les nouvelles cellules formées successivement. En même temps que se segmentent les cellules cambiales externes, les cellules sous-jacentes prolifèrent aussi, mais la multiplication acquiert toujours plus d'importance dans une région médiane. En se divisant ainsi le cambium repousse en dehors les îlots du liber et les cellules du péricycle extérieur. De plus, comme la division cellulaire est généralement plus prononcée dans une portion cambiale placée en regard d'un espace interlibérien, cette portion s'insinue entre les deux îlots de liber en refoulant de plus en plus en dehors les éléments externes d'origine péricyclique (fig. 32, *as*, *l*). Le tissu qui provient du cambium est dès le jeune âge distinct des produits situés plus en dehors. Il se transforme en cylindre central de la racine (fig. 33, *cc*).

L'écorce et l'assise pilifère naissent d'une assise d'éléments placés en dehors des îlots libériens et touchant le cambium que l'on peut considérer comme appartenant au péricyle. Lorsqu'une racine est développée au point d'y distinguer nettement le cylindre central, on trouve toujours à la limite de ce cylindre et de l'écorce quelques îlots libériens, ceux-ci occupent le pourtour de la base de ce cylindre central. Cette disposition vient à l'appui de l'origine double des tissus des racines d'*Asperula*.

Dès qu'apparaissent les premières segmentations dans le cambium, les cellules de cette assise du péricycle s'allongent radialement et se divisent en deux par des cloisons, les unes tangentielles, les autres obliques (fig. 32, *pi*), pour constituer une couche qui revêt l'amas né du cambium.

Des deux étages ainsi constitués, l'externe fournit l'assise pilifère et la coiffe; l'interne, au contraire, est destinée à devenir le tissu cortical de la racine. Pour cela les cellules les plus latérales de cette rangée interne augmentent leurs dimensions radiales et se divisent d'abord longitudinalement, puis transversalement.

Ce mode de multiplication gagne plus tard les cellules plus rapprochées de l'axe de la racine, à l'exception d'une cellule moyenne qui ne se cloisonne point dans le sens tangentiel. Plus tard, il est vrai, une cloison transversale apparaît dans cette cellule, et on rencontre alors deux assises d'initiales d'écorce (fig. 33, *éc*).

Lorsque la racine est bien développée, tout en étant encore renfermée dans les tissus de la tige, l'écorce n'est constituée que par un petit nombre d'assises qui sont toujours disposées en files verticales régulières.

La coiffe (fig. 33, *co*) ne possède pas non plus beaucoup d'assises; elle en a quatre ou cinq, lorsque la racine est sur le point de sortir de la tige.

Le cylindre central présente à son sommet une initiale apicale. Les cellules ligneuses que l'on rencontre à la base de la racine établissent entre cet organe et la tige une communication

vasculaire; elles sont carrées ou ont la forme de rectangles, dont le grand côté a une longueur à peine double du petit. Ces éléments sont réticulés, ils sont pressés les uns contre les autres et constituent par leur ensemble un amas conique dont la partie élargie est en relation avec les vaisseaux ligneux de la tige, placés en regard de la racine.

La deuxième assise interne du péricycle divise souvent ses cellules dans le sens radial et forme vers l'extrémité de la racine une assise de coiffe.

V. — Racines d'origine exogène.

Ce mode de développement, bien différent de ce qui existe dans l'immense majorité des plantes, a été mis en évidence dans ces dernières années par le naturaliste allemand, M. Hansen (1). Il a constaté que les racines adventives de certaines Crucifères (*Cardamine pratensis*, *Nasturtium officinale*), au lieu d'avoir pour origine des tissus situés profondément dans la tige, apparaissent sous l'aspect de mamelons superficiels, dont les tissus sont en continuité directe avec l'épiderme et l'écorce de la tige. Elles s'engendrent de la même façon que les feuilles et les bourgeons. J'ai observé les mêmes faits dans une autre Crucifère, dans l'*Armoracia rusticana*. Ce mode d'origine semble particulier à cette famille. Je ne l'ai point rencontré dans d'autres groupes de végétaux.

Nasturtium officinale R. Br. — Les racines latérales du Cresson siègent dans l'angle que forme un rameau avec la tige qui le porte. On trouve plusieurs racines latérales dans la même aisselle. Ces racines sont rangées en un arc embrassant le côté interne d'une jeune pousse.

Ces organes naissent de très bonne heure ; on les reconnaît déjà sous forme de petites proéminences coniques, blanches,

(1) Hansen, *Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen*, Frankfurt, 1881, p. 13 et suiv.

dans les parties très jeunes de la tige, où les rameaux ne sont encore représentés que par des pousses très petites. La racine qui se produit en premier lieu est située directement en face du bourgeon. Celles qui prennent ensuite naissance font leur apparition de chaque côté de la première. Les suivantes naissent en dehors des anciennes.

Si l'on examine des coupes longitudinales de la tige passant par l'axe d'une première racine, longue d'un demi-millimètre, on remarque la structure suivante.

Le cylindre central de la racine est distinct sur tout son pourtour de l'écorce qui le revêt (pl. XII, fig. 38, *cc*). Sa base n'est pas très large; il présente à son sommet un groupe de trois cellules d'initiales dont une est apicale.

L'écorce est composée d'un petit nombre d'assises disposées régulièrement en séries longitudinales : elle s'accroît à l'aide de deux initiales situées côte à côte. Ce tissu cortical se continue avec celui de la tige (fig. 38, *éc*).

L'assise pilifère consiste en une rangée de cellules rectangulaires *ép*. Il n'y a aucune interruption entre elle et l'épiderme de la tige *épc* (fig. 37).

La coiffe est composée de quelques assises concentriques dont les cellules sont rangées en files verticales régulières.

L'observation des racines très jeunes montre que l'assise pilifère de ces organes est toujours en continuité avec l'épiderme de la tige. Ce fait suffit pour établir l'origine exogène des racines.

Les racines présentent à l'état primaire trois lames ligneuses et trois groupes de liber alternant avec les premières. Les racines d'une même aisselle se réunissent entre elles pour continuer une masse en forme de bourrelet; cette réunion ne s'effectue pas seulement à l'aide du parenchyme, mais par les faisceaux. Lorsque les faisceaux se réunissent dans le bourrelet, le bois et le liber ne prennent pas la disposition qu'ils occupent dans une racine isolée, mais s'agencent comme dans la tige, à savoir que le liber s'adosse à la face externe du bois. Les faisceaux radicaux produisent par leur fusion un arc,

dont la concavité est tournée vers le bourgeon et agencée de telle façon que le bois de chaque faisceau soit aussi placé en regard de ce bourgeon. Les faisceaux se rattachent en partie à ceux du rameau né à l'aisselle d'une feuille.

Étudions maintenant la formation et le développement des racines latérales.

La première racine apparaît dans l'angle de réunion d'un bourgeon et de la tige. Celle-ci présente en ce point un épiderme *ép* très net, au-dessous duquel s'étendent quelques assises de l'écorce (*pc*, fig. 34), dont les cellules petites sont rectangulaires.

La racine débute par l'allongement de quelques cellules de la deuxième assise corticale. A cet allongement succède la segmentation des cellules par des cloisons un peu obliques (fig. 35, *cc*). Des parois longitudinales se montrent ensuite. Ce mode de division se continuant sans interruption et ayant lieu principalement avec plus d'activité dans une région moyenne, il se constitue une proéminence cellulaire qui, ébauche du cylindre central, s'avance progressivement vers l'extérieur. Le cylindre central développe ainsi une saillie visible à la surface de la tige (fig. 36, 37, 38, *cc*).

Pendant que s'effectuent, dans la deuxième assise de l'écorce, ces phénomènes de division qui aboutissent à la création du cylindre central de la racine, l'assise corticale externe est aussi le siège de partitions actives. Les cellules de cet étage s'allongent beaucoup dans le sens radial. Cet accroissement, très prononcé dans les cellules latérales, correspondant à la base de la future racine, diminue insensiblement vers les éléments médians situés en dehors du cylindre central. Des cloisons tangentielles se produisent ensuite (fig. 35, *éc*) : elles n'apparaissent point cependant dans les cellules couchées sur l'extrémité du cylindre central de la racine, qui sont les initiales de l'écorce. Celle-ci se multiplie en direction nettement centripète.

L'épiderme de la tige qui recouvre l'écorce de la racine demeure pendant longtemps indivis (fig. 35, 36, 37, *ép*). La

racine a déjà acquis une longeur suffisante lorsque l'épiderme se segmente pour devenir la coiffe de la racine. Avant cette époque, la jeune racine ne peut se distinguer d'un jeune mamelon foliaire, puisque son écorce est revêtue d'une assise simple de nature épidermique et puisqu'il n'existe pas encore de coiffe.

La distinction ne s'établit qu'au moment où commencent à fonctionner les cellules jeunes épidermiques, génératrices de la coiffe. Cette dernière se produit à l'aide de cloisons tangentielles (fig. 38, *co*), qui se forment successivement en direction centripète; l'assise la plus interne provenant de l'assise génératrice devient l'assise pilifère.

Le Raifort offre beaucoup d'analogie avec le Cresson. Ses racines latérales occupent la même position que celles du *Nasturtium*. On les trouve au-dessus du bourgeon, où elles constituent par leur ensemble un arc à convexité interne. Elles ont le même mode général de développement. Les différences sont peu importantes. Je signalerai leur largeur beaucoup grande, tenant au nombre plus considérable des assises de l'écorce. Ajoutons que l'épiderme générateur de la coiffe se cloisonne beaucoup plus tôt que dans le Cresson. Enfin les faisceaux de la racine se rattachent à ceux de la base du bourgeon.

Ainsi, en résumé, les racines latérales des Crucifères ont une origine exogène. Leur cylindre central provient, ainsi que l'écorce, des premières assises corticales de la tige; leur coiffe et leur assise pilifère tirent leur origine de l'épiderme.

RÉSULTATS GÉNÉRAUX.

Ce chapitre est consacré à résumer l'histoire de l'origine et du développement des racines latérales chez les Dicotylédones, à l'aide des observations qui ont fait l'objet des descriptions précédentes, et de plusieurs faits que je n'ai point consignés jusqu'ici pour éviter des redites inutiles.

Les racines latérales de l'immense majorité des plantes naissent aux dépens de cellules situées profondément dans la tige. Sur ce point, elles se comportent de la même façon que les radicelles qui se produisent dans la racine-mère. Elles ont en un mot une origine *endogène*. On a toutefois observé dans ces dernières années quelques exceptions à cette règle générale. Ces exceptions sont fournies par les plantes de la famille des Crucifères, dont les racines latérales ont leur point de départ dans les tissus superficiels, épiderme et écorce de la tige. Leur formation présente au début quelque analogie avec la naissance des feuilles, qui est toujours *exogène*.

A. — Racine d'origine endogène.

Le plus grand nombre des racines latérales tirent leur origine de régions profondes de la tige ; mais quelle est la région, ou quels sont les tissus qui deviennent la source de ces organes ? L'étude de plus de cinquante espèces prises dans les familles dicotylédonées les plus importantes m'a montré que les racines naissent aux dépens d'éléments situés dans le cylindre central de la tige, et si l'endoderme ou les dernières assises de l'écorce fournissent des éléments à certaines racines, elles ne prennent qu'une part peu active à l'édification de ces organes ; elles ne produisent qu'une ou quelques assises qui viennent recouvrir l'extrémité de la coiffe.

Dans quelques plantes toutefois (Légumineuses) l'endoderme joue un rôle beaucoup plus considérable, puisqu'il est destiné à produire, par ses divisions, l'écorce et la coiffe de la racine. L'endoderme n'a jamais, dans les Dicotylédones, le rôle qui lui est réservé dans les Monocotylédones. Les recherches de M. Janczewski (1) sur les radicelles et celles de M. Mangin sur les racines adventives des Monocotylédones ont montré que la coiffe des radicelles et des racines latérales

(1) Janczewski, *loc. cit.*

provient de partages opérés dans l'endoderme ou dans les assises internes de l'écorce.

1. Dans la majorité des cas, tous les tissus des racines latérales (cylindre central, écorce, assise pilifère et coiffe) sont le résultat de la segmentation d'une couche étendue à la périphérie du cylindre central, du péricycle.

2. Les tissus des racines des Légumineuses proviennent de deux régions différentes de la tige. Leur cylindre central se forme aux dépens du péricycle, tandis que leur écorce, leur assise pilifère et leur coiffe ont pour origine commune l'assise la plus interne de la tige, l'endoderme.

3. Les racines de *Viola*, *Vinca* ont une origine bien différente. Tandis que, dans les deux cas précédents, le cylindre central des racines est engendré par le péricycle, ici au contraire ce système, ainsi que les autres régions de la racine, naissent d'un méristème placé en dedans du liber des faisceaux libéro-ligneux, et qui correspond par sa situation au cambium intrafasciculaire.

4. Enfin dans l'*Asperula odorata*, le cambium intrafasciculaire joue aussi un rôle dans la formation des racines ; mais il est limité à la production du cylindre central. L'écorce, l'assise pilifère et la coiffe dérivent au contraire du péricycle.

On peut donc rencontrer quatre types différents de formation de racines endogènes chez les Dicotylédones.

Ces quatre types peuvent se rattacher à deux grandes divisions, qui se subdivisent chacune en deux groupes, comme il suit :

I. — Racines dont le cylindre central est d'origine péricyclique.

1. *Racines dont l'écorce, l'assise pilifère et la coiffe sont aussi produites par le péricycle.*

2. *Racines dont l'écorce, l'assise pilifère et la coiffe sont formées par l'endoderme de la tige* (Légumineuses).

II. — Racines dont le cylindre central nait aux dépens d'un méristème de nature non péricyclique, situé en dedans du liber des faisceaux.

3. *Racines dont l'écorce, l'assise pilifère et la coiffe proviennent du même méristème que le cylindre central* (Vinca, Viola).

4. *Racines dont l'écorce, l'assise pilifère et la coiffe sont engendrées par le péricycle* (Asperula).

1er TYPE.

Racines naissant aux dépens du péricycle, qui forme tous les tissus de la racine.

Un très grand nombre de plantes ont leurs racines qui se produisent entièrement aux dépens de la couche périphérique du cylindre central, le péricycle. Quand le péricycle forme dans la tige un anneau continu enveloppant un cercle de faisceaux, c'est tantôt la portion de cette couche située vis-à-vis de certains faisceaux, entre le liber de ces derniers et l'endoderme, qui est destinée à donner naissance à la racine. On voit des exemples de cette particularité dans les *Mimulus luteus*, *Veronica Beccabunga*, *Ver. officinalis*, *Lamium*, *Polemonium reptans*, *Valeriana dioica*.

Tantôt, au contraire, c'est le péricycle placé dans l'intervalle des faisceaux qui est le lieu d'origine des racines. Ce cas, plus fréquent, s'observe dans les *Callitriche stagnalis*, *Mercurialis perennis*, *Polygonum cuspidatum*, *Oxalis stricta*, *Montia rivularis*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Chrysosplenium oppositifolium*, *Mentha arvensis*, *Glechoma hederacea*, Composées, Campanulacées, etc.

Lorsque chaque faisceau est entouré d'un endoderme particulier et que le péricycle constitue autour de chaque faisceau un anneau continu, comme le fait se remarque dans quelques Renonculacées (*Ranunculus Lingua*, *aquatilis*), il n'est pas rare de voir se former des racines aux dépens de quelques cellules du péricycle situées sur le flanc d'un fais-

ceau et en face d'une extrémité de l'arc cambial interfasciculaire. Une semblable disposition s'observe nettement dans le *Ranunculus aquatilis*. Les faisceaux de l'entre-nœud de cette dernière plante, arrivés dans les nœuds, se divisent en produisant des branches obliques. C'est sur le flanc de deux de ces cordons nodaux que naît la racine latérale.

Les premiers changements qui s'opèrent dans le péricycle pour produire une racine s'effectuent à des niveaux différents de la tige, suivant les cas.

Examinons la façon dont se comporte le péricycle pour produire les racines, et étudions comment se forment les divers tissus de ces organes.

Les cas les plus simples, ceux sur lesquels il est le plus facile d'observer l'origine des racines latérales et leurs différents stades de développement, sont fournis par les plantes qui produisent des racines en face des faisceaux libéro-ligneux, comme les *Veronica Beccabunga*, *Ver. officinalis*, *Lamium*.

Ici la naissance des racines est marquée au début par l'allongement radial de quelques cellules gorgées de protoplasma appartenant à l'assise simple située en dedans de l'endoderme et appuyant son bord interne contre les petits éléments du liber. C'est cette assise que M. Reinke regarde comme du liber mou, mais cette couche est bien différente du liber, puisqu'elle est composée d'éléments qui sont plus grands que ceux du liber sous-jacent, et ne possèdent jamais de ponctuations grillagées sur leurs parois.

Chaque racine débute donc, dans les plantes signalées plus haut, par l'allongement de quelques cellules du péricycle. Les cellules ne s'accroissent pas toutes de la même manière. Les cellules moyennes s'allongent beaucoup plus que les éléments voisins et l'allongement décroît insensiblement de ces cellules moyennes vers les cellules latérales. Ce phénomène est suivi du partage des cellules. Ces divisions, que nous étudierons tout à l'heure avec plus de détail, sont suivies d'autres qui ont lieu en des sens déterminés. Ces partitions successives déterminent alors la formation d'un mamelon cellulaire qui fait

saillie au dehors du cylindre central de la tige. Ce mamelon se différencie de bonne heure et la racine se montre bientôt avec ses régions principales (cylindre central, écorce, assise pilifère, coiffe).

Les jeunes racines sont produites uniquement par le péricycle. On ne voit point, en effet, s'opérer à l'origine d'allongement et de division dans les éléments sous-jacents à cette couche. Ce n'est que plus tard, quand la racine a atteint une longueur notable, que les éléments du liber et les cellules du cambium se multiplient. Ce phénomène a pour but de créer des liaisons entre le système libéro-ligneux de la tige et celui de la racine.

Lorsque les faisceaux sont entourés d'un péricycle particulier, comme le fait existe dans quelques Renoncules (*Ranonculus aquatilis*), et lorsqu'une racine naît sur le flanc d'un cordon libéro-ligneux, en face d'une extrémité de l'arc cambial, les cellules du méristème interfasciculaire se cloisonnent parfois en même temps que la portion avoisinante du péricycle. Il semblerait, au premier abord, que la racine soit formée aux dépens du cambium, mais l'étude des phases du développement des cellules cambiales et du péricycle montre que la multiplication des éléments péricycliques est plus considérable que celle du cambium. Le péricycle se comporte de façon à produire presque toute la racine, tandis que les éléments sous-jacents en contact ne subissent que des divisions peu nombreuses et servent à établir le raccord ultérieur du cylindre central de la racine avec le faisceau caulinaire.

La formation des racines dans l'intervalle des faisceaux paraît offrir plus de complications, qui tiennent à ce que les cellules des rayons médullaires, placées en dedans de l'assise périphérique du cylindre central, se multiplient de bonne heure et que leurs produits s'ajoutent à ceux dérivés du péricycle pour entrer dans la constitution de la base des racines. Quoi qu'il en soit, les éléments des rayons médullaires jouent toujours un rôle moins accusé que ceux du péricycle, qui

contribuent à former la coiffe, l'assise pilifère, l'écorce et la plus grande partie du cylindre central de la racine. On voit même, au début du partage du péricycle, les cellules de cette assise repousser, dans des zones plus profondes de la tige, les éléments sous-jacents. Ceux-ci ne subissent que peu de partitions, ils se bornent à fournir un faible massif qui s'ajoute à la base du cylindre central de la racine et à produire les premiers éléments vasculaires qui doivent rattacher les faisceaux de la racine à ceux de la tige.

Le *Callitriche stagnalis* est une des plantes sur lesquelles il est le plus facile de se rendre compte de la part qui revient à l'assise périphérique et aux rayons médullaires primaires dans la formation et la constitution des racines. Au moment où va naître une racine, quatre ou cinq cellules de l'assise cellulaire périphérique du cylindre central s'allongent dans le sens radial et se partagent ensuite chacune par une cloison tangentielle. Les cellules des rangées sous-jacentes, composant un rayon médullaire, remplies de protoplasma, ne présentent encore aucune trace de division. Elles sont refoulées vers l'intérieur par les cellules médianes du péricycle. La multiplication de ces cellules ne s'opère que plus tard, lorsque le péricycle s'est plusieurs fois segmenté. Si l'on suit les phases d'évolution de ces diverses régions de la tige, on s'aperçoit que la racine est presque entièrement formée aux dépens du péricycle. Quant aux cellules voisines internes, elles augmentent très peu leur volume et ne subissent que quelques divisions; elles produisent quelques vaisseaux caulinaires situés en face de la racine et les premiers vaisseaux de la base de la racine qui doivent se raccorder aux précédents.

Ainsi, les racines de *Callitriche* naissent à vrai dire du péricycle, qui se divise le premier au début; et si les cellules des rayons médullaires viennent aussi à se partager, elles ne le font qu'à une époque plus avancée du développement. Leur multiplication peu intense aboutit à l'établissement de quelques cellules dont quelques-unes se différencient en faisceaux caulinaires sur lesquels viendront plus tard s'insérer les vais-

seaux basilaires de la racine, nés aussi aux dépens de cette couche.

Plusieurs autres plantes montrent un mode de développement analogue dans ses traits essentiels (*Montia rivularis*, *Mercurialis perennis*, *Chrysosplenium*, *Villarsia nymphoides*, *Menyanthes trifoliata*, *Mentha arvensis*, *Glechoma hederacea*, *Hieracium Pilosella*). Les cellules extérieures du cylindre central de la tige de ces espèces commencent à se diviser et deviennent l'origine de presque toute la racine. Les cellules des rayons médullaires se partagent ensuite, mais ne produisent qu'un tissu de peu d'étendue.

Dans les *Ficus repens* et *Hedera reticulata*, les racines naissent aussi dans l'intervalle des faisceaux. Le début de la formation de ces organes est marqué par l'allongement radial des cellules appartenant à deux ou trois rangées tangentielles. Cet accroissement s'effectue en même temps dans les éléments de chaque étage, il est suivi de la multiplication de chacune d'elles. Mais l'étude des phases d'évolution de chaque rangée fait voir que les phénomènes de segmentation s'opèrent principalement comme dans les cas précédents, dans les cellules de l'assise externe. Les éléments plus internes, au contraire, ne sont le siège que de divisions peu nombreuses.

Les racines nées entre les faisceaux ont donc pour origine les cellules de l'assise périphérique. Si les cellules sous-jacentes prennent part à la formation de ces organes, ce n'est que dans des limites très restreintes : elles ne produisent que la base du cylindre central et sont principalement destinées à établir le raccord entre le cylindre central de la racine et celui de la tige. Les racines ne naissent pas toujours, comme le prétend M. Reinke (1), aux dépens du cambium interfasciculaire. On a vu, en effet, dans un chapitre antérieur de ce travail, que les formations secondaires développées entre les faisceaux ne se produisent pas toujours à l'aide de cloisonnements de l'assise périphérique du cylindre central. Souvent le liber et le

(1) Reinke, *loc. cit.*

bois secondaires, nés dans l'intervalle des faisceaux primaires, proviennent d'un méristème dont la source se trouve dans une rangée cellulaire située plus profondément. Il existe de nombreux exemples de plantes dont le péricycle ne participe point à la formation du cambium. Citons à nouveau : *Callitriche*, *Oxalis stricta*, *Montia rivularis*, *Chrysosplenium*, *Solanum*, *Villarsia nymphoides*, etc. Le cambium ne devient le point de départ de la formation de racines latérales que dans les cas, moins fréquents, où il est engendré par le péricycle.

On a vu toutefois, dans le cours de ce travail, que certaines racines (*Viola*, etc.) naissent à l'aide d'un cambium dont l'origine n'est point dans le péricycle. Mais de pareils faits sont exceptionnels. En général, un cambium qui n'a pas sa source dans le péricycle n'intervient point dans la production des racines latérales.

ORIGINE ET DÉVELOPPEMENT DES TISSUS DES RACINES LATÉRALES.

On vient de voir que l'assise périphérique du cylindre central de la tige est le lieu de formation des racines. Examinons maintenant la façon dont naissent les différentes régions de ces organes. Deux cas sont à considérer, suivant que le péricycle ne consiste qu'en une seule assise, ou en plusieurs assises de cellules.

Si l'on étudie, par exemple, le mode de développement des racines du *Veronica Beccabunga*, dont la tige ne possède qu'une assise de cellules péricycliques, on remarque que cinq à sept cellules voisines, gorgées de protoplasma, sont l'origine d'une racine. Les cellules commencent par s'allonger dans le sens radial et les médianes à se diviser en deux assises à l'aide de cloisons tangentielles. L'assise superficielle demeure simple pendant quelque temps, lors même qu'un petit nombre de partitions se produisent dans l'assise profonde. Plus tard seulement, l'assise extérieure se dédouble en deux étages par des cloisons transversales.

La suite du développement de chacun de ces étages montre que l'assise profonde résultant du premier dédoublement des cellules du péricycle est destinée à fournir le cylindre central de la racine, tandis que l'assise externe qui se partage ensuite donne naissance, par son étage interne, à l'écorce, et, par son étage externe, à la coiffe et à l'assise pilifère.

Les premiers développements de la racine s'effectuent d'une façon analogue dans *Montia rivularis*, *Chrysosplenium*, *Myriophyllum*, *Hippuris*, *Villarsia nymphoides*, *Veronica officinalis*, *Mimulus luteus*, *Mentha arvensis*, *Campanula*, *Hieracium Pilosella*.

Cylindre central. — Il est facile de suivre, dans les exemples que je viens de citer, le développement du cylindre central. Il provient de l'assise la plus interne, née du péricycle. Les cellules médianes de cette assise s'allongent les premières dans le sens du rayon, puis ensuite les cellules latérales. Cet allongement diminue insensiblement de la région moyenne vers les régions latérales. Ce phénomène est bientôt suivi de la segmentation de ces éléments. Cette dernière est toujours plus active dans les éléments médians. Elle a lieu d'abord à l'aide de cloisons tangentielles ou obliques. Plus tard apparaissent des cloisons radiales. Ce mode de partage se reproduit sans cesse, mais il s'opère principalement dans les cellules les plus externes. Le phénomène de division est moins prononcé dans les cellules profondes, qui ne tardent pas, du reste, à s'individualiser.

Le résultat de l'inégalité dans les partages est l'établissement d'un mamelon primitivement celluleux, dont la base est tournée vers le centre de la tige. Cette saillie, faible d'abord, s'accroît de plus en plus à son sommet. Le cylindre central des plantes signalées ci-dessus est de bonne heure distinct des tissus qui lui sont superposés.

Le tissu qui naît de l'assise profonde découpée dans le péricycle se distingue nettement de l'assise externe ou de ses produits dès l'apparition des premiers cloisonnements. Cela

tient à ce que les parois cellulaires tangentielles, interposées entre l'ébauche du cylindre central et les couches plus superficielles, acquièrent vite une épaisseur assez forte. L'ensemble des parois épaissies dessine au pourtour du cylindre central une ligne courbe nettement accusée, qui établit une limite tranchée entre ce tissu et les autres régions de la racine.

Cette séparation précoce du cylindre central de la racine a lieu quand son assise génératrice et l'étage formateur de l'écorce ne se multiplient point simultanément; quand, en un mot, l'assise primitivement simple, origine du tissu cortical, ne se cloisonne que bien longtemps après la naissance des premières cloisons dans l'étage interne du péricycle.

Lorsque les rangées cellulaires créatrices du cylindre central et de l'écorce entrent en fonction en même temps ou à des intervalles de temps plus rapprochés, et, lorsque les cloisonnements se succèdent avec rapidité dans ces deux régions, il est difficile de saisir, au début, la démarcation qui existe entre elles.

Leur limite ne s'établit nettement qu'à une époque plus avancée du développement. Cette limite devient au moins apparente dans les parties inférieures du cylindre central. Cette disposition se rencontre dans *Valeriana dioica*, *Alchimilla vulgaris*, *Primula elatior*, *Solanum tuberosum*, *Tecoma radicans*, *Glechoma hederacea*, *Ficus repens*, *Hedera reticulata*.

Ce mode de formation du cylindre central ne s'applique qu'aux cas où le péricycle de la tige est composé d'une assise unique. Quelques tiges, toutefois, qui possèdent un péricycle consistant en plusieurs assises, se comportent de la même façon. L'assise externe se dédouble par des cloisons tangentielles en deux assises dont l'interne doit engendrer, avec les cellules plus profondes, le cylindre central de la racine. Il en est ainsi pour les racines d'*Alchimilla vulgaris*.

Souvent, lorsque le péricycle comprend plusieurs assises, l'assise externe ne fournit point le cylindre central. Ainsi dans

le *Polemonium reptans* et l'*Epilobium tetragonum*, dont les tiges sont pourvues d'un péricycle à deux rangées de cellules, le cylindre central naît et se développe uniquement aux dépens de la rangée interne. Un phénomène semblable se produit dans l'*Oxalis stricta*, avec cette différence que la portion de péricycle génératrice de la racine n'est pas située en face des faisceaux libéro-ligneux, comme le fait s'observe dans les deux plantes précédentes, mais est placée en regard d'un espace interfasciculaire.

Cette division du travail est poussée plus loin dans le *Circæa lutetiana*. Ici le péricycle forme en bien des points trois assises de cellules. J'ai pu observer maintes fois que l'assise profonde devenait la source du cylindre central de la racine, tandis que l'assise moyenne était destinée à produire les autres régions.

Lorsque les racines naissent dans l'intervalle des faisceaux, les cellules des rayons médullaires contribuent souvent à former le cylindre central des racines; mais elles ne servent qu'à constituer la base de ce système : leurs divisions ne sont pas nombreuses. J'ai signalé dans le chapitre précédent la part qui revient à ces cellules dans la production des racines, aussi je n'insiste pas davantage sur ce point particulier du développement.

Ainsi, en résumé, le cylindre central des racines naît d'un étage de cellules provenant du péricycle. Quand ce dernier est simple, il se dédouble à l'aide de cloisons tangentielles en deux assises, dont l'interne est l'origine du cylindre central de la racine.

Lorsque le péricycle est composé de plusieurs rangées de cellules, il arrive quelquefois que la rangée périphérique se comporte comme l'unique assise d'un péricycle simple. Parfois, au contraire, le cylindre central tire son origine d'une rangée cellulaire profonde.

Écorce. — On a vu qu'il apparaissait dans les cellules d'un péricycle simple une cloison transversale partageant chaque

cellule en deux éléments superposés dans le sens du rayon. Il se découpe alors dans l'assise péricyclique deux étages, dont l'interne sert à constituer le cylindre central de la racine. L'étage externe ne tarde pas à se dédoubler à l'aide de cloisons tangentielles et forme deux rangées nouvelles. Ce cloisonnement ne s'effectue point dans toutes les cellules de cet étage; une cellule latérale reste indivise. Des deux rangées ainsi établies, l'une périphérique formera, comme on le verra plus tard, la coiffe et l'assise pilifère; l'autre, sous-jacente, est l'origine de l'écorce.

Dans l'*Epilobium tetragonum* et le *Polemonium reptans*, dont le péricycle est composé de deux assises, l'assise qui est en contact avec l'endoderme ne fournit point le cylindre central, mais seulement les autres régions de la racine. Ce rôle est dévolu, au contraire, à la deuxième assise du péricycle dans le *Circœa lutetiana*.

La rangée génératrice de l'écorce débute par allonger ses cellules dans le sens radial; mais, tandis que ce sont les cellules médianes qui subissent le plus grand allongement pour engendrer le cylindre central, ici, au contraire, le phénomène est plus sensible dans les éléments latéraux. Une membrane étendue radialement apparaît alors dans chacune d'elles. Cette partition dans le sens radial est suivie de segmentations tangentielles. Souvent la première cloison transversale se montre dans chaque cellule, lorsque se sont déjà effectuées plusieurs divisions dans les éléments sous-jacents producteurs du cylindre central. Il en est ainsi dans les *Callitriche stagnalis*, *Ranunculus aquatilis*, *Stellaria nemorum*, *Montia rivularis*, *Circœa lutetiana*, *Epilobium*, *Myriophyllum*, *Hippuris*, *Menyanthes trifoliata*, *Mentha arvensis*, *Mimulus luteus*, *Veronica officinalis*, *V. Beccabunga*, *Hieracium Pilosella*. Quelquefois, au contraire, les premiers cloisonnements ont lieu simultanément dans les assises génératrices de l'écorce et du cylindre central. On en voit des exemples dans les *Mercurialis perennis*, *Alchimilla*, *Hedera reticulata*, *Primula elatior*, *Ficus repens*, *Valeriana dioica*, *Tecoma radicans*. Cette

division tangentielle ne s'opère point généralement dans une ou deux cellules occupant le milieu de la rangée génératrice. Ces cellules restent toujours indivises. Elles constituent des cellules initiales, à l'aide desquelles l'écorce s'augmentera plus tard en longueur et en largeur. Lorsque l'écorce s'accroît, grâce à deux couches d'initiales (*Mimulus luteus*), ces deux assises se forment généralement de bonne heure, c'est-à-dire dès que s'établit le premier cloisonnement qui gagne aussi bien les cellules moyennes que les cellules latérales.

L'évolution ultérieure de l'écorce est marquée par l'apparition de nouvelles parois tangentielles parallèles aux précédentes dans chaque cellule. Ces parois se montrent dans l'intérieur de l'assise interne dont les cellules ont subi un accroissement dans le sens radial. Ce fait commence dans les cellules de la base de la racine, puis se manifeste successivement dans les éléments les plus rapprochés de l'axe. Cette seconde segmentation n'atteint pas toutefois à la même hauteur que la précédente. Le même phénomène de multiplication se reproduit un grand nombre de fois, de telle façon que les cloisons les plus jeunes se forment en dedans des anciennes et cessent de se produire à un niveau d'autant moins élevé. Des cloisons radiales se constituent ensuite.

Par suite de cette formation successive de nouvelles parois dans le sens centripète, l'écorce gagne en épaisseur et augmente le nombre de ses assises. Celles-ci diminuent vers le sommet.

Quand les cloisons tangentielles qui prennent naissance dans l'assise génératrice de l'écorce sont parallèles entre elles, et qu'elles se correspondent d'une cellule à l'autre, l'écorce paraît composée de séries longitudinales régulières (*Callitriche stagnalis*, *Montia rivularis*, *Chrysosplenium oppositifolium*, *Myriophyllum*, *Hippuris*, *Mentha arvensis*, *Menyanthes trifoliata*, etc.). Si la multiplication de l'écorce s'effectue à l'aide de cloisons non parallèles dirigées en tous sens, le tissu cortical ne présente plus ces couches disposées en rangées

longitudinales régulières (*Hedera reticulata*, *Ficus repens*, *Solanum tuberosum*, *Tecoma radicans*).

Le nombre des assises corticales varie dans de très grandes limites; tantôt il est très réduit, même dans les racines qui ont déjà acquis une longueur telle que leur extrémité est sur le point de s'échapper de la tige, et dans la région où l'écorce a sa plus grande épaisseur; tantôt ce nombre est très considérable.

Parmi les racines que j'ai étudiées, ce sont celles des *Montia rivularis*, *Chrysosplenium* et *Hippuris* qui possèdent les assises corticales les moins nombreuses. On en compte environ 4 (*Montia*), 6 (*Chrysosplenium*), 10 (*Hippuris*, *Callitriche*).

L'écorce est très épaisse, au contraire, dans les *Alchimilla*, *Myriophyllum*, *Primula elatior*.

Assise pilifère et coiffe. — L'assise pilifère et la coiffe de la plupart des racines latérales des Dicotylédones ont une origine commune. La rangée de cellules destinée à les engendrer provient du dédoublement d'un étage qui est lui-même né du cloisonnement tangentiel d'une assise de péricycle. C'est toujours la rangée la plus externe qui doit produire ces deux régions de la racine.

Pour former ces dernières, l'assise sépare par un premier cloisonnement tangentiel deux couches de cellules. Ce mode de division n'a pas lieu dans les cellules de cette assise, situées à la base de la racine; il commence à s'effectuer dans les éléments placés plus haut. Les cellules internes se dédoublent ensuite de nouveau; puis par une série de cloisons transversales dont la direction est centripète, suivies de cloisons longitudinales, il se développe plusieurs assises concentriques dont les éléments sont généralement rangés en files longitudinales. Le nombre des couches va en diminuant du sommet vers la base de la racine.

Ce parenchyme, qui constitue la coiffe, se régénère par sa face interne. Quant à l'assise pilifère, elle dérive d'initiales communes avec la coiffe, elle n'est que l'assise la plus interne de cette dernière.

Le nombre des couches de coiffe varie d'une espèce à l'autre. Certaines racines, prêtes à s'échapper des tissus de la tige, n'en possèdent encore qu'environ 3 ou 4 (*Montia*), 6 à 7 (*Hippuris*, *Callitriche*).

Chez d'autres racines, au contraire, le nombre de ces assises atteint un chiffre assez élevé. On en rencontre ainsi plus de 20 dans les racines d'*Alchimilla vulgaris* et de *Menyanthes*.

Les premières divisions qui s'opèrent dans l'assise génératrice de la coiffe ne se manifestent parfois que lorsque la couche formatrice de l'écorce a déjà fonctionné et a produit quelques rangées de cellules. On trouve un exemple de ces faits dans *Callitriche*, *Chrysosplenium*, *Montia rivularis*, *Myriophyllum*, *Hippuris*, *Veronica Beccabunga*.

Il résulte de cette étude générale que le péricycle est rhizogène dans un grand nombre de cas. Pour produire une racine, l'assise qui le compose se divise en deux étages par des cloisons tangentielles; l'étage profond est l'origine du cylindre central de la racine, l'étage superficiel se dédouble ensuite pour constituer une rangée interne qui sert à former l'écorce et une rangée externe génératrice de l'assise pilifère et de la coiffe.

Mes observations ne me permettent donc pas de me ranger à l'opinion de M. Reinke, qui admet un autre mode de formation des tissus de la racine. Pour le naturaliste allemand, en effet, l'étage interne résultant d'un premier dédoublement d'une assise cellulaire primitivement simple, fournit à lui seul non seulement le cylindre central de la racine, mais encore son écorce, tandis que l'étage externe ne donne naissance qu'à la coiffe.

Rôle de l'endoderme et des assises corticales internes de la tige. — M. Janczewski (1) a montré, dans son travail sur le développement des radicelles, que l'endoderme de la racine-mère participe parfois au développement des radicelles; il

(1) Janczewski, *loc. cit.*, p. 219 et suiv.

forme à l'extrémité de ces organes, tantôt une, tantôt plusieurs assises qui s'ajoutent aux couches de la coiffe née du péricycle.

J'ai souvent vu l'endoderme de la tige prendre part à la formation des racines latérales.

Généralement la portion de l'endoderme couchée sur l'ébauche d'une racine, au lieu d'être comprimée et de disparaître quand l'organe s'allonge et se fait jour à travers les tissus de la tige, reste active et se multiplie pour produire à l'extrémité de la racine une ou plusieurs assises superficielles qui recouvrent les produits dérivés du péricycle.

Les assises qui proviennent de l'endoderme ne se reconnaissent point, par la simple inspection anatomique, des assises de la coiffe de source péricyclique. Mais, bien que la limite soit difficile à établir à première vue entre ces deux couches, ces dernières doivent être considérées comme des formations bien distinctes qui méritent chacune une dénomination spéciale.

Pour mettre en relief ces modes divers d'origine, j'ai réservé le terme de *coiffe* à la région qui est créée aux dépens du péricycle. Cette région est de beaucoup la plus importante, puisque le nombre de ses assises s'accroît indéfiniment par le jeu d'un méristème particulier qui lui est commun avec l'assise pilifère.

J'ai désigné sous le nom de *calotte* les produits engendrés par l'endoderme ou par les assises internes de l'écorce de la tige. Cette production a moins de valeur que la précédente ; elle est limitée, au plus, à quelques assises de cellules qui s'individualisent de bonne heure, et ne peuvent se multiplier dans la suite.

La *calotte* peut être regardée comme l'homologue de la coiffe des Monocotylédones qui, d'après les recherches de M. Janczewski sur les radicelles et de M. Mangin sur les racines adventives, est le résultat d'une différenciation opérée dans l'endoderme ou dans les assises internes de l'écorce soit de la racine-mère, soit de la tige.

Lorsque les cellules de l'endoderme doivent revêtir une jeune racine, elles se gorgent de protoplasma, puis subissent quelques divisions.

Les cellules de l'endoderme ne possèdent pas encore de plissements sur leurs faces latérales lorsque apparaissent les rudiments de la racine.

J'ai pu toutefois observer des cas où l'endoderme caulinaire était muni d'ornements au moment où se montraient de jeunes mamelons radicaux. Je signalerai les *Veronica officinalis*, *Myriophyllum verticillatum*, *Omphalodes verna*, *Polemonium reptans*.

En général, lorsque l'endoderme joue un rôle actif dans le développement des racines, il se partage seulement par quelques cloisons radiales, de façon à donner lieu à une assise unique qui recouvre le sommet de la racine (*Oxalis stricta*, *Epilobium*, *Myriophyllum*, *Hippuris*, *Menyanthes trifoliata*, *Mentha arvensis*, *Glechoma hederacea*, *Veronica Beccabunga*, *V. officinalis*, *Mimulus luteus*).

Parfois cette assise, demeurée quelque temps simple, se divise au sommet de la racine à l'aide de cloisons tangentielles. On en voit un exemple dans les *Callitriche stagnalis* et *Lysimachia vulgaris*. Cette division de l'endoderme s'effectue tardivement. On peut déjà distinguer tous les tissus de la racine lorsque apparaissent des cloisons tangentielles dans l'endoderme.

L'endoderme de la tige de l'*Alchimilla vulgaris* est simple et pourvu de plissements dans le jeune âge. A une époque plus avancée du développement, cette assise se partage par des cloisons radiales et tangentielles pour constituer une couche subéreuse. Les racines de ces plantes se forment lorsque l'endoderme commence à se diviser. Ce dernier, loin d'être détruit par la racine, enveloppe cet organe, à l'extrémité duquel il produit plusieurs assises superposées.

On voit aussi l'endoderme devenir le siège de cloisonnements tangentiels et fournir quelques assises de calotte dans l'*Hieracium Pilosella*.

C'est dans le *Primula elatior* que l'écorce de la tige concourt le plus activement à former au sommet de la racine une couche de parenchyme qui recouvre la coiffe. Lorsque le péricycle du *Primula* entre en fonction pour engendrer les racines, l'écorce est le siège de segmentations dans la région interne. Là s'étendent quatre ou cinq assises de petites cellules remplies de protoplasma et rangées régulièrement en séries radiales. Lorsque la racine vient à grandir, un arc d'écorce, composé de deux ou trois assises, accompagne l'extrémité de cette racine en demeurant quelque temps gorgé de protoplasma.

Cette calotte, composée de plusieurs assises superposées, fonctionne comme coiffe dans les premiers stades du développement de la racine; elle remplace pendant quelque temps la coiffe née du péricycle, qui ne se différencie que tardivement.

Le cylindre central de la racine est nettement prononcé et l'écorce est déjà constituée par plusieurs rangées de cellules, lorsque la couche génératrice de la coiffe est composée seulement d'une assise de cellules non distincte de l'écorce de la racine. Une racine de *Primula* est, à cette phase d'évolution, semblable à une racine de Monocotylédone, dont la coiffe est tout entière formée par l'écorce de la tige.

Enfin l'endoderme de certaines plantes (*Montia rivularis*, *Stellaria nemorum*) ne prend aucune part à la genèse des racines.

Relations vasculaires entre la racine et la tige. — L'appareil conducteur des racines latérales des Dicotylédones se relie directement avec les faisceaux voisins de la tige. La disposition ordinaire, qui a été bien étudiée par M. Mangin (1) chez les Monocotylédones, est ici un fait exceptionnel. Les faisceaux des racines latérales des Monocotylédones viennent s'insérer sur des faisceaux anastomosés en réseau, qui s'é-

(1) L. Mangin, *loc. cit.*

tendent à la périphérie du cylindre central de la tige, en dehors des faisceaux normaux. Ce réseau radicifère est rattaché çà et là au tissu conducteur de la tige; tantôt ce réseau se montre sur tout le pourtour de la tige, tantôt il ne s'établit que sur une de ses faces; ailleurs il n'apparaît qu'aux nœuds. Il a pour origine le péricycle; celui-ci devient le siège de segmentations actives, dont le but est la création d'un méristème (couche dictyogène) qui s'organise plus tard en cordons du réseau.

Avant M. Mangin, M. Kamienski (1) avait constaté l'existence de ce réseau dans le rhizome de deux Primulacées (*Primula officinalis*, *P. elatior*). Ces faisceaux vasculaires anastomosés s'étendent au pourtour du cylindre central des rhizomes. Ils enveloppent comme d'un anneau le cercle normal des faisceaux caulinaires. C'est par lui que les racines latérales se mettent en continuité avec le système conducteur de la tige. Comme celui des Monocotylédones, le réseau des Primulacées se développe aux dépens du péricycle, qui pour cela subit de nombreuses divisions. Les vaisseaux qui entrent dans la composition du bois sont courts, rectangulaires, réticulés.

A part ces états particuliers et rares, les racines latérales des Dicotylédones se mettent directement en rapport avec les faisceaux de la tige.

Lorsqu'une racine naît vis-à-vis d'un faisceau caulinaire, ses faisceaux s'ajustent sur les vaisseaux de la tige situés en face d'elle.

Dans le cas où le liber du faisceau caulinaire constitue une bande continue ou est composé d'îlots très rapprochés les uns des autres, ce liber doit inévitablement subir des changements pour permettre le raccord vasculaire entre la racine et le bois de la tige. Aussi ses cellules s'agrandissent, puis se multiplient pour produire un méristème qui, comme plusieurs cellules du cambium sous-jacent, se différencient plus tard en

(1) Kamienski, *Vergleichende Anatomie der Primulaceen* (*Abhand. der naturforschenden Gesellschaft zu Halle*. Halle, 1878).

éléments vasculaires. On trouve des exemples de ce mode de raccord dans les *Veronica Beccabunga*, *V. officinalis*, *Mimulus luteus*, *Polemonium reptans*, *Valeriana dioica*.

Lorsqu'une racine s'organise sur un des flancs d'un faisceau libéro-ligneux, ses faisceaux ligneux se rattachent au côté du bois de ce faisceau caulinaire.

Quand les racines se développent dans l'intervalle de faisceaux libériens, leur raccord vasculaire se fait généralement avec les deux faisceaux qui bordent le rayon médullaire (*Hieracium Pilosella*, *Oxalis stricta*, *Callitriche*, etc.). Il arrive quelquefois que le bois de la racine se relie en outre à des vaisseaux secondaires qui font apparition tardivement dans les espaces interfasciculaires de la tige (*Hedera reticulata*, *Tecoma radicans*).

Le bois caulinaire avec lequel se fait le raccord de la racine est habituellement de formation secondaire. Les premiers éléments vasculaires destinés à la racine se développent, comme l'a signalé M. Trécul (1), au contact des éléments lignifiés de la tige.

Ces éléments sont courts et leur paroi est lignifiée. Ils sont réticulés (*Veronica Beccabunga*, *Chrysosplenium*, *Callitriche*, *Montia*, *Tecoma*) ou ponctués (*Hedera*, *Alchimilla*, *Polemonium*).

Les premières cellules vasculaires qui s'appliquent sur les formations secondaires de la tige résultent de la différenciation de cellules ne provenant pas du péricycle. C'est ce que l'on observe facilement dans les *Veronica Beccabunga*, *V. officinalis*. Le système fasciculaire de la base de la racine est formé aux dépens du cambium des faisceaux.

Quand les racines prennent naissance dans l'intervalle de cordons libéro-ligneux, à l'aide de divisions subies dans l'assise périphérique du cylindre central, ce sont généralement les cellules sous-jacentes à cette couche qui deviennent génératrices des éléments ligneux basilaires de la racine.

(1) Trécul, *loc. cit.*

2e TYPE.

Racines dont le cylindre central seul est engendré par le péricycle, tandis que l'écorce et la coiffe naissent de l'endoderme de la tige.

Ce mode de développement, bien différent de celui qui a lieu dans la majorité des Dicotylédones, ne s'observe que peu fréquemment. Il a été mis en évidence par M. Janczewski (1), dans ses recherches sur le développement des radicelles. Ce savant l'a rencontré dans les *Cicer arietinum*, *Pisum sativum*, *Phaseolus vulgaris*, *Cucurbita*.

J'ai vu se former de la même façon les racines latérales de quelques Légumineuses.

Il est important de signaler cette même origine dans les radicelles et les racines latérales des plantes de la même famille. N'est-ce pas là une preuve, indirecte il est vrai, de l'homologie qui existe entre certains tissus de la tige et de la racine, entre l'endoderme de la racine et celui de la tige, entre l'assise périphérique du cylindre central caulinaire et le péricambium de la racine?

C'est sur le *Lotus uliginosus* qu'il est le plus facile de suivre les diverses phases d'évolution des racines latérales. Ces racines naissent dans l'intervalle des faisceaux. Sur une tige déjà âgée, on peut facilement reconnaître l'écorce et le cylindre central.

L'écorce est limitée intérieurement par plusieurs rangées de cellules rectangulaires aplaties dans le sens du rayon, qui sont placées en files régulières et subérifient leurs parois. Cette zone subéreuse est née du cloisonnement d'une assise cellulaire adossée à la face externe de petits massifs de sclérenchyme, eux-mêmes appliqués à la face extérieure de faisceaux libéro-ligneux espacés les uns des autres. Ce sclérenchyme fait partie du péricycle. L'assise génératrice de suber doit donc être regardée comme l'assise interne de l'écorce.

(1) Janczewski, *loc. cit.*, p. 223.

Les racines se forment quand l'assise interne de l'écorce commence à se segmenter. On voit alors les cellules périphériques interfasciculaires du cylindre central s'allonger dans le sens radial, puis se diviser dans différents sens. Ce phénomène de multiplication s'effectue aussi dans les cellules situées en dedans de l'assise périphérique. Comme la segmentation est plus intense dans le milieu de l'intervalle des faisceaux, le méristème qui naît des divisions cellulaires grandit sous l'aspect de mamelon saillant à la surface du cylindre central.

Pendant que s'établissent ces partages dans le cylindre central de la tige, l'endoderme devient le siège de partitions très actives. Celles-ci se font à l'aide de cloisons tangentielles, quelquefois obliques, très rapprochées les unes des autres et qui se répètent en direction centripète. Plus tard se montrent des cloisons radiales.

Lorsque la racine n'est encore que rudimentaire, les deux méristèmes engendrés par les cellules du cylindre central et par celles de l'endoderme restent nettement distincts. Mais cette distinction s'établit difficilement lorsque la racine a acquis une certaine longueur. Toutefois la confusion n'existe seulement que vers le sommet de la racine. Le cylindre central et les autres régions semblent posséder des initiales communes.

La limite reste bien tranchée, au contraire, vers la base de la racine, où l'on distingue un contour plus sombre indiquant les bornes du cylindre central de la racine. Grâce à cette ligne, on peut voir que le cylindre central de la racine est produit par les cellules du péricycle. La coiffe et l'écorce sont aussi peu différenciées dans les premiers états du développement. Ce n'est qu'à une époque plus avancée que l'on peut reconnaître ces tissus.

Le *Trifolium repens* offre les mêmes phénomènes de développement, mais la démarcation entre le cylindre central et l'écorce de la tige est encore moins nette. Ici aussi, il y a confusion des méristèmes de l'écorce et du cylindre central au

sommet de la racine. C'est du reste un fait très commun chez les Légumineuses. Quant au raccord des faisceaux caulinaires et radicaux, ils s'effectuent très simplement. La racine se rattache aux faisceaux de la tige entre lesquels elle s'est développée. Les premiers éléments vasculaires, courts, ponctués apparaissent contre des vaisseaux secondaires ponctués de la tige.

3e TYPE.

Racines dont tous les tissus sont formés aux dépens d'un méristème situé en dedans du liber.

Il est des cas, peu nombreux, où le péricycle n'intervient pas dans la genèse des racines ou du cylindre central de ces organes. De pareils faits peuvent s'observer sans difficulté dans les stolons de *Viola*, de *Vinca major*. L'examen d'une tige souterraine de *Viola palustris* montre que les racines apparaissent, non à l'extérieur des faisceaux, mais aux dépens de cellules situées sous le liber de ces derniers. Il existe bien ici un péricycle, mais il demeure inactif. Les éléments sous-libériens sont les générateurs des racines.

Placées entre le liber et le bois primaire, ces cellules jeunes occupent la situation des cellules cambiales destinées à fournir du liber et du bois secondaires. Ces cellules se cloisonnent pour produire une racine qui soulève le liber primaire.

Dans le *Vinca major*, chaque racine est engendrée par un arc de cellules remplies de protoplasma, étendu en dedans de plusieurs îlots libériens primaires. Ces cellules correspondent à l'assise génératrice de formations secondaires.

Pour produire une racine, les éléments deviennent le siège de segmentations très intenses qui se manifestent en tous sens. Comme la couche origine de la racine offre une grande étendue, l'organe qui en naît acquiert une grande largeur.

On ne voit pas, dans ces deux exemples, le liber primaire ou le péricycle concourir au développement des racines. Tous les tissus de celles-ci ont pour origine une assise sous-jacente au liber primaire.

Comment se forment les divers tissus?

Le développement des racines de *Viola palustris* est assez régulier et rappelle ce qui a lieu dans le *Veronica Beccabunga*. Au moment où doit naître une racine, l'arc cambial interfasciculaire est composé de plusieurs cellules placées côte à côte et divisées chacune en deux ou trois cellules par des cloisons tangentielles. C'est principalement l'étage le plus externe du cambium qui est destiné à fournir une racine. Les cellules s'allongent radialement, puis se partagent par une cloison tangentielle en engendrant deux étages, dont l'interne produira le cylindre central, tandis que l'externe se dédoublera de nouveau. La rangée cellulaire périphérique, qui provient de cette dernière partition, est génératrice de l'assise pilifère et de la coiffe; l'autre rangée est la source du tissu cortical. Le cylindre central de la racine est de bonne heure séparé de l'écorce.

Il est difficile de distinguer, au début, les diverses régions des racines de *Vinca major*, parce que la couche productrice devient le siège de très nombreux cloisonnements qui s'opèrent dans toutes les directions et se succèdent avec rapidité. La démarcation entre les diverses régions de la racine ne s'établit que bien plus tard.

4e TYPE.

Racines dont le cylindre central provient d'un cambium intrafasciculaire, et dont les autres tissus sont engendrés par le péricycle.

Les racines d'*Asperula odorata* présentent un mode de développement un peu différent de celui des plantes précédentes. Tandis que les racines de *Vinca* et de *Viola* proviennent entièrement d'une couche sous-libérienne, celles de cette espèce tirent leur origine, en partie d'une assise située sous le liber des faisceaux, en partie de la rangée de cellules qui s'étend en dehors du liber et appartient au péricycle.

L'assise sous-libérienne engendre le cylindre central de la

racine, et la portion du péricycle avoisinant le liber a pour rôle de constituer l'écorce, l'assise pilifère et la coiffe.

On trouve une preuve de l'origine cambiale du cylindre central, dans le fait que de petits îlots libériens se rencontrent continuellement à la limite du cylindre central et de l'écorce de la racine, et vers la base de cette dernière. Si le cylindre central de la racine provenait du péricycle, la ligne de démarcation s'étendrait en dehors du liber de la tige.

Le péricycle qui s'étend en dehors du liber consiste en plusieurs assises de cellules; mais toutes ces assises ne concourent point à produire l'écorce, l'assise pilifère et la coiffe. Ces tissus prennent naissance dans la rangée cellulaire la plus interne. Celle-ci se segmente dans le sens tangentiel en 2 assises superposées dont la profonde sert à constituer l'écorce, tandis que l'externe organise l'assise pilifère et la coiffe.

B. — Racines d'origine exogène.

Une exception à la règle générale que les racines ont pour lieu d'origine une ou plusieurs régions placées profondément dans la tige, est fournie par les Crucifères. Les racines latérales des plantes de cette famille se développent aux dépens de tissus superficiels de la tige. Leur formation présente quelques analogies avec la formation des feuilles. Elles sont, en un mot, d'origine exogène.

C'est à M. Hansen (1) que revient le mérite d'avoir constaté ce fait remarquable. Ce naturaliste a rencontré cette origine dans les *Cardamine pratensis*, *Nasturtium officinale*, *N. sylvestre*.

Je l'ai, de mon côté, observé dans l'*Armoracia rusticana*. Les racines du *Nasturtium officinale* et de l'*Armoracia rus-*

(1) A. Hansen, *Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen*. Frankfurt, 1881, p. 13.

ticana poussent à l'aisselle des feuilles, entre un bourgeon et la tige qui le porte. Ces racines, que l'on rencontre plusieurs côte à côte, constituent, par leur ensemble, un arc qui entoure la partie interne du bourgeon.

Les racines latérales des Crucifères offrent dans leur structure des caractères communs. Leur cylindre central est distinct de l'écorce : il s'accroît à l'aide d'initiales propres. Le tissu cortical possède une seule assise d'initiales; l'assise pilifère ainsi que la coiffe proviennent d'un méristème commun. Que l'on examine une racine à toutes ses phases d'évolution, on verra l'assise pilifère se continuer directement avec l'épiderme de la tige, et son écorce être en relation directe avec le tissu cortical caulinaire. Ces faits suffisent à prouver l'origine exogène des racines.

Mais vient-on à étudier la façon dont prennent naissance les racines, on reconnaîtra que ce sont toujours les tissus superficiels (épiderme et premières assises de l'écorce) qui entrent en jeu pour constituer tous les tissus radicaux.

A la place où va naître la première racine, la tige présente un épiderme au-dessous duquel existent plusieurs assises corticales. Tous ces éléments sont remplis de protoplasma. La racine commence par la division de la deuxième assise de l'écorce. Quelques-unes de ces cellules s'allongent dans le sens radial, puis se multiplient par des cloisons d'abord tangentielles, ensuite longitudinales. Mais, comme ce phénomène se manifeste avec plus d'activité sur la portion moyenne de cette rangée cellulaire, il en résulte la création d'un mamelon qui soulève la première assise de l'écorce et de l'épiderme. Cette saillie est le méristème du cylindre central.

Pendant que s'établissent les premiers cloisonnements dans la deuxième assise de l'écorce caulinaire, l'assise corticale sous-jacente à l'épiderme entre aussi en partage pour constituer l'écorce de la racine. Une ou deux cellules de cette assise, placées contre le sommet végétatif du cylindre central, s'accroissent à peine radialement; il n'en est pas de même des cellules latérales voisines. Leur allongement est

d'autant plus prononcé qu'elles appartiennent à une région plus latérale. Elles se segmentent ensuite par des cloisons tangentielles, à l'exception des premières devenant initiales de l'écorce. Ce mode de multiplication, suivi de partitions radiales, se répète un grand nombre de fois dans la direction centripète; il rappelle le fonctionnement de l'assise génératrice de l'écorce des autres racines latérales.

Quant à l'épiderme, il ne subit pendant longtemps aucun cloisonnement. Aussi, à ce stade de développement, la racine ne peut se distinguer d'un jeune mamelon foliaire, puisqu'il n'y a pas encore de différenciation en coiffe et assise pilifère. Cette différenciation ne s'opère que très tard. Les cellules de l'épiderme de la tige se partagent par une cloison transversale, puis d'autres parois apparaissent en dedans des premières. La répétition de ces cloisonnements en direction centripète aboutit à la production de l'assise pilifère et de la coiffe, qui augmente ainsi le nombre de ces couches.

Les racines latérales des Crucifères sont donc exogènes. La coiffe et l'assise pilifère se différencient aux dépens de l'épiderme de la tige. L'écorce a pour origine la première assise corticale de la tige, et le cylindre central se développe aux dépens de la deuxième rangée cellulaire de l'écorce caulinaire.

CONCLUSIONS.

Nous pouvons formuler les conclusions des résultats consignés dans ce travail de la façon suivante :

I. L'immense majorité des racines tirent leur origine de tissus profonds de la tige, elles sont *endogènes;* il y a toutefois exception pour les racines latérales des Crucifères, qui sont *exogènes*.

II. Le cas le plus fréquent chez les Dicotylédones est la formation de racines latérales aux dépens d'une couche cellulaire étendue à la périphérie du cylindre central de la tige, aux dépens du péricycle.

Tantôt c'est la portion de péricycle qui est en face des faisceaux libéro-ligneux, qui produit les racines (*Veronica Beccabunga*, *Mimulus luteus*, *Lysimachia vulgaris*, *Polemonium reptans*, etc.).

Tantôt les racines sont produites sur le flanc des faisceaux (*Ranunculus aquatilis*, *R. Lingua*).

Ailleurs les racines naissent dans l'intervalle des faisceaux (*Callitriche stagnalis*, *Montia rivularis*, *Mentha arvensis*, *Hieracium*, etc.).

Quand le péricycle est simple (*Veronica Beccabunga*, *V. officinalis*, *Montia*, etc.), il commence par se dédoubler en deux assises à l'aide de cloisons tangentielles; l'assise profonde engendre le cylindre central de la racine; l'assise superficielle se partage de nouveau pour donner naissance à deux étages dont l'interne est le générateur de l'écorce, tandis que l'externe produit en même temps la coiffe et l'assise pilifère de la racine.

Lorsque le péricycle est composé de plusieurs assises (*Polemonium reptans*, *Epilobium*, *Oxalis*), les cellules de l'assise interne forment le cylindre central de la racine, tandis que l'écorce, l'assise pilifère et la coiffe naissent de la rangée cellulaire plus externe.

III. L'endoderme, ou les dernières assises de l'écorce, participe parfois, dans ces cas, au développement des racines. Il donne lieu à une couche (*calotte*) composée d'une ou plusieurs assises qui revêtent la coiffe.

Tantôt les cellules de l'endoderme, gorgées de protoplasma, se divisent dans le sens radial et constituent une assise de cellules s'étendant à la surface de la coiffe (Scrophularinées, Labiées).

Tantôt l'endoderme forme primitivement autour de la jeune racine une assise qui se partage plus tard en deux assises superposées par cloisonnement tangentiel (*Lysimachia vulgaris*, *Callitriche stagnalis*).

Ailleurs, plusieurs rangées internes d'écorce concourent

à produire quelques assises de calotte (*Primula elatior*).

Enfin l'écorce caulinaire reste inactive dans quelques plantes (*Montia rivularis*, *Stellaria nemorum*).

IV. Dans les plantes appartenant à la famille des Légumineuses, les racines latérales ont une autre origine.

Le péricycle de la tige donne seulement naissance au cylindre central de la racine, tandis que les autres régions proviennent des dernières couches de l'écorce caulinaire.

V. Certaines racines (*Vinca major*, *Viola palustris*, *V. odorata*) ne s'organisent point aux dépens du péricycle. Tous leurs tissus sont engendrés par un méristème situé en dedans du liber des faisceaux caulinaires, et qui n'est autre que le cambium intrafasciculaire.

VI. Les racines d'*Asperula odorata* ont leur cylindre central qui provient d'une couche génératrice sous-libérienne : leurs autres régions sont fournies par le péricycle.

VII. Les racines latérales sont exogènes dans les Crucifères. Leur cylindre central est le résultat de divisions opérées dans la deuxième assise de l'écorce de la tige.

Leur écorce s'établit à l'aide de segmentations qui s'effectuent dans l'assise la plus externe de ce même tissu cortical.

L'assise pilifère et la coiffe y ont une origine commune, l'épiderme de la tige.

EXPLICATION DES PLANCHES.

La plupart des figures ont été faites au grossissement linéaire de 180 D. Les autres grossissements sont indiqués par un chiffre placé entre parenthèses.

Planche VII.

Fig. 1-4. *Callitriche stagnalis.*

Fig. 1. Coupe transversale de tige jeune. — *en*, endoderme; *p*, péricycle composé d'une seule assise; *l*, îlot de liber primaire. En *a*, *b*, on voit quelques cellules du péricycle interfasciculaire très allongées dans le sens radial et divisées chacune en deux étages *a* et *b*.

Dans la partie inférieure de la figure, le péricycle a produit trois étages, dont l'externe *co* et le moyen *ec* proviennent du dédoublement tangentiel de l'étage superficiel *b*.

Fig. 2. État plus avancé. L'étage interne a formé un massif cellulaire *cc*, rudiment du cylindre central de la racine; les deux autres étages *ec* et *co* sont seulement composés d'une assise de cellules. L'endoderme *en* constitue, au sommet de la racine, une assise de calotte *ca*.

Fig. 3. Un stade ultérieur de développement. Le cylindre central *cc* est très distinct du tissu *éc*. Les deux étages externes sont divisés, le premier en deux assises de coiffe *co*, le deuxième en quelques assises d'écorce *éc*. On remarque, au sommet de ce tissu, une cellule initiale. L'assise pilifère, née d'initiales communes avec la coiffe, est représentée en *ap; ca* est l'assise de calotte fournie par l'endoderme.

Fig. 4. Mêmes lettres que pour les figures précédentes. La coiffe *co* montre trois assises, l'écorce *éc* en possède quatre.

Fig. 5-6. *Veronica Beccabunga.*

Ces figures montrent les racines naissant en face d'un faisceau.

Fig. 5. *en*, endoderme caulinaire; *pc*, parenchyme cortical interne; *p*, péricycle divisé en deux assises p_1, p_2; ébauche de la racine.

Fig. 6. L'assise interne *a* est déjà segmentée, l'externe *b* est encore indivise. — *en*, endoderme.

Planche VIII.

Fig. 7-9. *Veronica Beccabunga.*

Fig. 7. L'assise interne, née du péricycle, est plus segmentée; elle forme un

rudiment de cylindre central *cc*. L'assise externe est divisée en deux étages *co*, *éc*, par cloisonnement tangentiel. — *en*, endoderme de la tige.

Fig. 8. Jeune racine dont le cylindre central *cc* est déjà développé; il est produit par l'assise la plus interne née du premier dédoublement du péricycle. — *éc*, écorce de la racine possédant trois assises de cellules formées aux dépens de la rangée *éc* de la figure précédente. L'étage le plus externe s'est divisé en deux étages de coiffe *co; ap*, assise pilifère. L'endoderme *en* forme, à l'extrémité de la racine, une assise externe *ca* de calotte.

Fig. 9. Racine plus avancée, où la coiffe *co* possède trois assises; l'écorce *éc* en a quatre. On voit deux initiales à son sommet. — *cc*, cylindre central de la racine; *ca*, assise de calotte engendrée par l'endoderme.

Fig. 10-11. *Valeriana dioica.*

Fig. 10. Coupe transversale d'une tige. — *pc*, parenchyme cortical; *en*, endoderme; *p*, portion de péricycle, située vis-à-vis d'un faisceau libéro-ligneux et composée de deux assises de cellules, dont l'externe présente, dans quelques éléments en *a*, un cloisonnement tangentiel, ébauche d'une racine latérale; *l*, liber; *cam*, cambium intrafasciculaire.

Fig. 11. Jeune racine née en grande partie de la segmentation des cellules externes *p* du péricycle; les cellules internes p_2 sont le siège de divisions peu nombreuses. Pour former la racine, les cellules de l'assise externe se divisent par de nombreuses cloisons tangentielles très rapprochées les unes des autres et parallèles entre elles. La limite de l'écorce et de la coiffe n'est pas encore suffisamment accusée. — *cc*, cylindre central de la jeune racine; *ca*, assise de calotte produite par l'endoderme de la tige.

Planche IX.

Fig. 12-14. *Alchimilla vulgaris.*

Fig. 12. Premières phases de développement d'une racine. Coupe transversale de tige. — *en*, cellule d'endoderme non divisée; *a*, endoderme partagé en deux assises; *p*, cellule externe du péricycle; *p'*, cellule interne du même tissu. En *d*, la cellule externe est divisée en deux cellules; *g*, cloison tangentielle, née dans l'étage superficiel provenant du premier dédoublement du péricycle; *f*, cloison produite en premier lieu dans le péricycle externe; *b*, cellules internes du péricycle divisées en tous sens; *cam*, cambium.

Fig. 13. État plus avancé. Les cellules du péricycle externe sont segmentées par plusieurs cloisons tangentielles parallèles entre elles. Une ligne accentuée sépare le cylindre central *cc* des autres tissus *éc* et *co*. — *en*, endoderme divisé en deux assises; *cam*, cambium; *v*, vaisseaux du bois.

Fig. 14. Le cylindre central *cc* de la racine est très distinct; l'écorce *éc* est composée de plusieurs rangées radiales régulières de cellules. — *co*, coiffe; *ca*, deux assises de calotte produites par l'endoderme segmenté (130).

Fig. 15-17. *Primula elatior.*

Fig. 15. Coupe transversale de rhizome de *Primula elatior.* — *pc*, parenchyme cortical; *éc*, *in*, assises internes de l'écorce en voie de prolifération; *p*, péricycle composé de plusieurs assises; *l*, liber.

Fig. 16. Jeune racine. — *pci*, parenchyme interne de l'écorce se segmentant activement pour former plusieurs assises de calotte *ca* autour de la racine; *m*, péricycle dont les cellules sont divisées par les cloisons tangentielles parallèles. Les divers systèmes de tissus ne sont pas bien limités.

Fig. 17. Racine plus développée. — *pc*, parenchyme cortical de la tige; *ca*, calotte formée par les cellules internes de l'écorce caulinaire; *co*, assise génératrice de la coiffe encore peu développée, il n'y a que deux assises; *éc*, écorce de la racine; *cc*, son cylindre central (130).

Planche X.

Fig. 18-20. *Polemonium reptans.*

Fig. 18. Coupe transversale de tige de *Polemonium reptans.* — *pc*, parenchyme cortical; *en*, endoderme; *p*, péricycle composé de deux assises; *l*, liber; *cam*, cambium.

Fig. 19. Jeune racine de la même plante. Cette figure montre que le cylindre central de la racine *cc* provient de l'assise interne p_2 du péricycle, tandis que la coiffe et l'écorce encore peu différenciées *m* sont produites par l'assise externe p_1 péricyclique. L'endoderme caulinaire donne une assise de calotte, *ca*.

Fig. 20. État plus développé, montrant les assises de l'écorce et de la coiffe rangées en files radiales, régulières, nombreuses. L'écorce et la coiffe *m* ne sont pas bien distinctes. — *ca*, couche de calotte fournie par l'endoderme (130).

Fig. 21-24. *Circæa lutetiana.*

Fig. 21. Section transversale d'une tige jeune. — *en*, endoderme; *p*, péricycle composé de trois assises; *l*, liber primaire.

Fig. 22. On voit des divisions tangentielles commencer à s'opérer dans l'assise interne du péricycle p_3, les autres assises restent indivises p_1, p_2.

Fig. 23. Cette figure montre la segmentation s'effectuant non seulement dans les cellules de l'assise profonde du péricycle p_3, mais encore dans l'assise moyenne p_2, qui est ici divisée en deux étages par des cloisons tangentielles. L'étage *co* est origine de la coiffe, et l'étage *éc* est générateur de l'écorce. Le cylindre central *cc* provient des cellules péricycliques profondes p_3. L'assise externe p_1 du péricycle n'est pas segmentée.

Fig. 24. Racine plus âgée. Le cylindre central est très net, *cc*. L'écorce *éc*

s'accroît par une assise d'initiales : elle consiste en quatre assises. L'assise génératrice de la coiffe a fonctionné et est divisée en deux rangées de cellules *co*. — *ca* est une assise externe de coiffe engendrée par la rangée cellulaire externe du péricycle; *en*, endoderme de tige; *l*, liber.

PLANCHE XI.

Fig. 25-27. *Lotus uliginosus*.

Fig. 25. Coupe transversale de tige montrant deux faisceaux libéro-ligneux, composés de liber *l*, bois *b*, et d'un cambium *cam*. A la face externe de chaque faisceau se rencontre un groupe de petits éléments lignifiés, qui appartiennent au péricycle *ps*. En dehors de ce péricycle scléreux est l'assise interne de l'écorce *en*, divisée vis-à-vis l'intervalle interfasciculaire ; *p*, péricycle interfasciculaire.

Fig. 26. Le péricycle *p* est en voie de prolifération, il en est de même de la partie interne de l'écorce *en*.

Fig. 27. État plus développé, où le péricycle et l'endoderme ont multiplié leurs éléments. Le péricycle forme le cylindre central *cc* de la racine, tandis que la coiffe et l'écorce de la racine *m* naissent de l'endoderme.

Fig. 28-30. *Viola palustris*.

Fig. 28. Coupe transversale de tige. — *en*, endoderme ; *p*, péricycle ; *l*, liber; *cam*, cellules cambiales divisées en trois étages; *b*, bois.

Fig. 29. Cette figure fait voir que les éléments sous-libériens se divisent pour engendrer la racine ; l'étage externe des cellules cambiales est partagé en deux assises *éc* et *co*, génératrices de l'écorce *éc* et de la coiffe *co*. Les autres étages fournissent le cylindre central. Le péricycle *p* ne prend aucune part à la formation des racines.

Fig. 30. Racine plus développée. — *cc*, son cylindre central; *éc*, écorce; *co*, coiffe. A l'extérieur de cette racine se voient les restes *l* du liber primaire.

PLANCHE XII.

Fig. 31-33. *Asperula odorata*.

Fig. 31. Section transversale de tige d'*Asperula*. — *en*, endoderme muni de plissements; *p*, péricycle consistant en plusieurs assises superposées; *l*, liber; *cam*, cambium.

Fig. 32. État montrant les éléments *a*, *s*, *l*, situés sous les îlots libériens *l*, se divisant et formant une saillie vers le centre de la figure. Les cellules extérieures au liber *p i* sont partagées en deux assises par des cloisons tangentielles; les autres assises du péricycle *p e* restent indivises.

Fig. 33. Racine plus âgée, faisant voir que le cylindre central *cc* est en relation

avec les éléments sous-libériens et, par suite, est d'origine non péricyclique, et que la coiffe *co* et l'écorce *éc*, situées en dehors du liber *l*, proviennent de l'assise interne du péricycle, qui s'est dédoublé d'abord en deux assises (voy. fig. précédente). Une assise externe de coiffe *ca* est fournie par l'avant-dernière rangée du péricycle.

Fig. 34-38. *Nasturtium officinale.*

Fig. 34. Coupe transversale d'une portion de tige au niveau où se forment des racines. — *ép*, épiderme; *pc*, écorce de la tige.

Fig. 35. En *éc*, l'assise corticale externe est divisée en deux étages par des cloisons tangentielles. La deuxième assise de l'écorce est aussi partagée par des cloisons dirigées dans le même sens. Cette dernière est l'origine du cylindre central de la racine; la première assise de l'écorce engendre l'écorce de la racine. L'épiderme *ép* est encore indivis.

Fig. 36. *ep*, épiderme non segmenté; *éc*, écorce; *cc*, cylindre central.

Fig. 37. Cette figure montre la continuation de l'écorce de la racine avec celle de la tige et la continuation de l'épiderme de la tige sur la racine. La coiffe et l'assise pilifère ne sont pas différenciées. — *cc*, cylindre central; *éc*, écorce.

Fig. 38. État plus avancé. L'épiderme *ép* s'est divisé pour produire la coiffe *co*. — *cc*, cylindre central; *éc*, écorce.

SUR LA POLYSTÉLIE

PAR

MM. Ph. VAN TIEGHEM et H. DOULIOT (1)

L'appareil conducteur des plantes vasculaires se compose, comme on sait, de faisceaux libériens, dont les éléments essentiels sont les tubes criblés, et de faisceaux ligneux, dont les éléments essentiels sont les vaisseaux. Dans la racine, ces faisceaux libériens et ces faisceaux ligneux sont séparés, simples; dans la tige et dans la feuille, ils sont intimement associés deux par deux en faisceaux doubles, libéroligneux. Simples ou doubles, les faisceaux conducteurs peuvent affecter trois dispositions différentes. Ils peuvent être groupés en un cercle ou en plusieurs cercles concentriques autour de l'axe du membre considéré, unis tous ensemble par un conjonctif dont la région interne est la moelle, les portions intercalées aux faisceaux les rayons médullaires et la région externe le péricycle, de manière à former un cylindre central, entouré à son tour par l'écorce dont il est séparé par l'endoderme. Ils peuvent être groupés en plusieurs cercles autour d'autant d'axes diversement disposés, de manière à constituer tout autant de cylindres centraux distincts, ayant chacun sa moelle, ses rayons médullaires, son péricycle et son endoderme, tous reliés et enveloppés par une écorce commune. Enfin, ils peu-

(1) Les principaux résultats de ce travail ont été communiqués à la Société botanique de France dans les trois notes suivantes :

Ph. Van Tieghem, *Structure de la tige des Primevères nouvelles du Yun-Nan* (*Bull. de la Soc. botan.*, t. XXXIII, p. 95, 13 février 1886). — Ph. Van Tieghem et H. Douliot, *Groupement des Primevères d'après la structure de leur tige* (*ibid.*, p. 126, 16 février 1886). — *Sur les tiges à plusieurs cylindres centraux* (*ibid.*, p. 213, 9 avril 1886).

vent être isolés, non réunis en un cylindre central, individuellement enveloppés par un endoderme particulier et directement plongés dans la masse générale du corps, qui ne se sépare pas alors en écorce et conjonctif.

Pour abréger, appelons *stèle* (1) l'ensemble de faisceaux conducteurs et de conjonctif qui compose un cylindre central; nous dirons alors que la disposition de l'appareil conducteur est *monostélique* dans le premier cas, *polystélique* dans le second, *astélique* dans le troisième. Ces trois modes de structure peuvent d'ailleurs se transformer l'un dans l'autre. La polystélie, par exemple, dérive de la monostélie par division répétée; l'astélie provient, suivant les cas, de la monostélie par dissociation ou de la polystélie par réduction; la monostélie, bien qu'elle soit toujours le mode primitif, peut cependant aussi dériver de l'astélie par association latérale ou de la polystélie par association latérale suivie de réduction.

Voyons maintenant comment la tige, la feuille et la racine se comportent vis-à-vis de ces trois modes de structure.

Tige. — La tige est toujours monostélique à sa base, c'est-à-dire tout au moins dans sa région hypocotylée, dont le cylindre central continue directement, à travers le collet, le cylindre central de la racine terminale. Le plus souvent elle demeure telle au-dessus des cotylédons, dans toute sa longueur et dans toute l'étendue de ses branches de divers ordres; aussi la monostélie est-elle regardée comme étant la structure typique de la tige des plantes vasculaires.

Ailleurs, la stèle axile de la base, au lieu de se dilater, comme dans le premier cas, à mesure que la tige s'allonge et s'épaissit, se divise progressivement, soit immédiatement au-dessus des cotylédons, soit seulement à partir de quelqu'une des feuilles suivantes, de façon qu'une section transversale, pratiquée dans un entre-nœud suffisamment élevé, y rencontre un plus ou moins grand nombre de stèles distinctes et

(1) Le στήλη, colonne.

excentriques : la structure est polystélique, ce qui peut avoir lieu de trois manières différentes. Tantôt la division progressive des stèles s'opère à l'intérieur de l'écorce commune, sans se traduire au dehors, et la tige demeure indivise (Auricule, Gunnéra, la plupart des Fougères). Tantôt chaque bifurcation de stèle est suivie aussitôt d'une division correspondante de l'écorce, de façon que la tige subit dans sa totalité une série de bipartitions répétées ; bien que chacune de ses branches ne renferme qù'une seule stèle axile, cette tige dichotome n'en est pas moins polystélique quand on la considère, comme on le doit toujours, dans son ensemble (Lycopode, Psilotum, certaines Sélaginelles, etc.). Tantôt enfin il y a encore à la fois bifurcation des stèles et division de l'écorce, mais la seconde est en retard sur la première, de façon que chaque branche contient plusieurs stèles ; la tige dichotome est alors polystélique, non seulement dans sa totalité, mais encore dans chacune de ses branches (beaucoup de Sélaginelles).

Dans le premier de ces trois cas, c'est-à-dire quand la tige polystélique demeure indivise, les stèles suivent dans l'écorce commune une marche onduleuse et s'anastomosent plus ou moins fréquemment en un réseau, qui est cylindrique si elles sont disposées en un seul cercle sur la section transversale. Si ce réseau a ses mailles grandes et rapprochées, la plupart des stèles se montreront isolées sur la section transversale ; mais, s'il a ses mailles petites et éloignées, les stèles se trouveront unies en arcs plus ou moins étendus, ou même en un anneau complet, sur la section transversale. On peut exprimer ces deux états extrêmes d'indépendance et de concrescence des stèles en disant que la structure est *dialystèle* dans le premier cas, *gamostèle* dans le second. Quand la disposition est gamostèle, l'anneau libéroligneux résultant de la confluence latérale des stèles, avec le cercle d'écorce qu'il enveloppe, simule un large cylindre central dont ce cercle d'écorce serait la moelle, de façon qu'au premier abord la structure peut paraître monostélique ; mais la présence d'un endoderme, d'un péricycle, d'un liber et d'un bois à la face interne de

l'anneau, tout aussi bien qu'à sa face externe, ne laisse aucun doute sur sa véritable nature; la moelle, si elle existe, est alors située dans l'épaisseur même de l'anneau, où elle dessine une bande circulaire partageant cette épaisseur en parties égales, entre la couche de bois direct et la couche de bois inverse.

Dans le second cas, c'est-à-dire quand elle se divise dans sa totalité à chaque bifurcation de stèle, on a vu que la tige polystélique peut sembler monostélique. C'est l'inverse qui a lieu lorsqu'une tige monostélique, après avoir produit une ou plusieurs branches latérales, conserve pendant quelque temps son écorce intimement unie avec les écorces de ces branches, en un mot, quand les branches sont concrescentes avec la tige qui les a produites; dans toute la région de concrescence, une section transversale contiendra plusieurs stèles, dont une axile, et la tige paraîtra polystélique (rhizome d'*Acorus gramineus*, etc.; organes aplatis des *Phyllocladus*, *Xylophylla*, etc.). Dans l'étude des tiges polystéliques, il est donc nécessaire de se garder également contre deux illusions inverses, résultant l'une du fait de la division de l'écorce commune, l'autre du fait de la concrescence des écorces différentes.

Ailleurs encore, la stèle axile de la base, en se dilatant brusquement au-dessus des cotylédons, comme dans le premier cas, se désagrège. A mesure qu'ils s'écartent du centre et les uns des autres, ses faisceaux libéroligneux forment dans le péricycle et l'endoderme autant de plis de plus en plus profonds; ces deux assises se rompent enfin dans les creux, et chaque pli se ferme en dedans du faisceau correspondant; l'écorce est désormais continue avec le conjonctif central, et la stèle a disparu. La tige est alors astélique (Nymphéacées, diverses Renoncules et Anémones, Ficaire, Caltha, Hydrocléis, etc.).

On voit donc que, suivant les plantes, et parfois suivant les espèces d'un seul et même genre, la tige peut offrir les trois types de structure que nous venons de distinguer. Bien plus, la même plante, quand elle développe les diverses ramifica-

tions de sa tige dans des milieux divers, peut y disposer son appareil conducteur suivant des modes différents. Les Auricules, par exemple, ont leur tige feuillée et radicifère polystélique, tandis que leur pédoncule floral est monostélique. La tige submergée des Utriculaires, la tige souterraine de la Moschatelline, de certaines Anémones, de l'Eranthis, etc., sont monostéliques, pendant que le pédoncule floral de ces plantes est astélique; inversement, certaines Renoncules ont leur tige astélique et leur pédoncule floral monostélique. Enfin, une même tige peut offrir sous ce rapport une structure différente quand on la considère dans ses nœuds ou dans ses entre-nœuds; la tige de l'*Hydrocleis Humboldtii*, par exemple, est monostélique aux nœuds, astélique dans les entre-nœuds.

Feuille. — La feuille est toujours astélique dans son limbe, où les faisceaux libéroligneux, tout au moins ceux qui sont compris dans l'épaisseur du parenchyme, cheminent, comme on sait, isolément, enveloppés chacun d'un endoderme propre et d'un péricycle particulier. Mais, dans le pétiole et parfois aussi dans les grosses nervures saillantes, elle peut offrir les trois dispositions. Le pétiole est souvent monostélique (Cucurbitacées, Solanées, etc.), plus fréquemment encore astélique (Composées, Ombellifères, Conifères, etc.), quelquefois polystélique (Gunnéra, beaucoup de Fougères). La structure du pétiole peut être la même que celle de la tige sur laquelle il est inséré : monostélique (Cucurbitacées, Solanées, etc.), polystélique (Gunnéra, beaucoup de Fougères) ou astélique (diverses Renoncules et Anémones, Ficaire, etc.). Mais elle peut tout aussi bien être différente; une tige monostélique, par exemple, peut porter des pétioles astéliques (Composées, etc.), une tige polystélique des pétioles monostéliques (diverses Fougères, etc.) ou astéliques (Auricule, etc.). Quelle que soit la disposition affectée par l'appareil conducteur de la feuille, rappelons qu'elle n'est symétrique que par rapport à un seul plan; par là elle diffère de la disposition similaire dans la tige, qui est symétrique par rapport à l'axe.

Racine. — La racine n'offre jamais la disposition astélique, sans doute parce que la séparation que cette disposition établirait entre les faisceaux libériens et les faisceaux ligneux est incompatible avec le bon fonctionnement de ces deux parties de l'appareil conducteur. Sa structure est presque toujours monostélique. C'est seulement chez les Lycopodinées que la racine bifurque progressivement son cylindre central; mais comme à chaque fois elle partage en même temps son écorce et se divise dans sa totalité, elle paraît monostélique à ne regarder que chacune de ses branches, bien qu'en réalité elle soit polystélique quand on la considère dans son ensemble. C'est d'une illusion inverse qu'il faut se garder lorsque plusieurs racines monostéliques, nées côte à côte en des points très voisins de la tige, fusionnent leurs écorces, de manière à produire une grosse racine en apparence unique et polystélique (tubercules des Orchis, Ophrys, etc.). La remarque faite plus haut pour la tige s'applique donc tout aussi bien à la racine.

L'objet de ce travail est l'étude du phénomène de la polystélie, qu'il faut considérer séparément dans la tige, dans la feuille et dans la racine.

I. — POLYSTÉLIE DANS LA TIGE.

La polystélie est très rare dans la tige des Phanérogames. On ne l'a observée jusqu'ici que dans deux genres de Dicotylédones, savoir : le genre Auricule parmi les Primulacées, et le genre Gunnéra parmi les Haloragées; encore y a-t-il certaines Auricules, comme l'*Auricula reptans*, et certains Gunnéras, comme les *Gunnera cordifolia*, *prorepens* et *monoica*, où la tige, parce qu'elle demeure très grêle et ne produit que de petites feuilles, conserve la structure monostélique dans toute son étendue.

Les cordons libéroligneux que l'on observe dans l'écorce de la tige de diverses Mélastomacées et de certaines Joubarbes,

sont de simples faisceaux concentriques à bois central et liber périphérique; ce ne sont pas des stèles, comme on pourrait le croire au premier abord, surtout lorsqu'ils s'épaississent tout autour par la formation d'un anneau libéroligneux secondaire, comme dans les Joubarbes; la tige de ces plantes est donc simplement monostélique (1). D'autre part, dans la tige anguleuse de diverses Sapindacées, l'assise génératrice libéroligneuse s'établit, comme on sait, de manière à réunir les faisceaux libéroligneux du cylindre central primitif en plusieurs cercles, qui s'épaississent ensuite séparément, et simulent autant de cylindres centraux distincts; mais ce n'est là qu'une complication secondaire, et la structure primaire de la tige de ces plantes n'en est pas moins monostélique.

Les Cryptogames vasculaires offrent, au contraire, fréquemment la disposition polystélique dans leur tige, que celle-ci demeure entière, comme chez les Fougères et les Marsiliacées, ou qu'elle se dichotomise, comme chez certaines Lycopodinées (*Lycopodium*, *Psilotum*, *Selaginella*).

Qu'il s'agisse d'ailleurs d'une Phanérogame ou d'une Cryptogame vasculaire, la stèle unique qui occupe l'axe d'une tige polystélique dans sa région basilaire, c'est-à-dire tout au moins dans l'entre-nœud hypocotylé et souvent aussi dans plusieurs des entre-nœuds suivants, est toujours très grêle. Les bois des faisceaux libéroligneux qui la composent peuvent être séparés par d'étroits rayons médullaires, mais le plus souvent ils confluent latéralement en un anneau entourant

(1) Sous la dénomination de *faisceaux concentriques à bois interne*, M. de Bary a confondu les faisceaux libéroligneux corticaux de la tige des Mélastomacées, qui méritent, en effet, cette qualification, non seulement avec les cordons libéroligneux de la tige des Auricules, des Gunnéras et des Fougères, etc., qui sont des stèles, mais encore avec l'unique cordon libéroligneux axile de la tige aquatique ou souterraine de diverses Phanérogames (*Myriophyllum*, *Callitriche*, *Hottonia*, *Utricularia*, *Elodea*, etc.; *Epipogon*, *Corallorhiza*, etc.), lequel est bien évidemment un cylindre central (*Vergleichende Anatomie*, p. 252 et p. 287, 1877). Dans l'état actuel de nos connaissances, toutes les fois que l'appareil conducteur primaire d'une tige est exclusivement constitué par un ou plusieurs cordons libéroligneux à bois central et liber périphérique, ces cordons sont des stèles et non des faisceaux concentriques.

une petite moelle, ou même se touchent à la fois sur les côtés et au centre, ce qui supprime la moelle. Les libers des faisceaux libéroligneux sont tantôt distincts, séparés par des rayons péricycliques, tantôt confluents en anneau, ce qui supprime les rayons; dans ce dernier cas, si en même temps les bois confluent au centre, le conjonctif de la stèle se réduit au péricycle. Plus haut, cette stèle unique se bifurque progressivement, à mesure que la tige s'élargit et porte des feuilles plus grandes; mais les stèles de plus en plus nombreuses qui résultent de cette division conservent la même étroitesse et demeurent ou privées de moelle ou pourvues d'une moelle très petite. C'est cette étroitesse et cette absence fréquente de moelle et de rayons qui expliquent qu'on ait pu les confondre jusqu'ici avec de simples faisceaux libéroligneux.

De plus, lorsque dans un genre polystélique certaines espèces, parce qu'elles n'élargissent pas leur tige et n'agrandissent pas leurs feuilles, se conservent monostéliques, la stèle unique garde dans toute la longueur de la tige l'étroitesse qui la caractérise à sa base; elle ne se divise pas : c'est toute la différence. C'est cette inextensibilité de la stèle axile du jeune âge, cette incapacité où elle est de se dilater progressivement en permettant aux faisceaux libéroligneux de se multiplier à sa surface, de manière à satisfaire aux exigences de plus en plus grandes d'une tige de plus en plus épaisse et de feuilles de plus en plus développées, qui est le fait primordial et générateur de la polystélie. Ne pouvant se dilater, en effet, la stèle se divise; au lieu de se multiplier à la surface d'une stèle unique de plus en plus large, comme dans le cas ordinaire, les faisceaux libéroligneux se multiplient à la surface d'un nombre de plus en plus grand de stèles étroites : le même résultat est atteint, le même besoin satisfait par une voie différente.

Si le besoin n'existe pas, c'est-à-dire si la plante, en avançant en âge, ni n'élargit sa tige, ni n'agrandit ses feuilles, la stèle étroite de la base ni ne se dilate, ni ne se divise. Une tige monostélique à stèle étroite, dépourvue de moelle et de

rayons dans toute sa longueur, peut donc être un arrêt de développement d'une tige polystélique; mais elle peut tout aussi bien être un arrêt de développement d'une tige monostélique. Au contraire, dès que la stèle axile s'est dilatée en prenant une large moelle, ce qui arrive tantôt au collet même, tantôt seulement au-dessus des cotylédons, la chose est décidée, elle ne se divisera plus et la tige appartient au type monostélique.

Ces remarques générales bien comprises, entrons maintenant dans le détail des faits.

1. TIGE DES AURICULES.

Historique. — Vaupell a montré, en 1855, que la tige des Primevères offre, suivant les espèces, deux structures différentes : l'une, normale, avec faisceaux libéroligneux à liber externe et bois interne, disposés en cercle autour de la moelle (*Primula sinensis*, *P. elatior*); l'autre, anomale, avec faisceaux à liber périphérique et bois central, disséminés dans toute l'épaisseur du parenchyme, comme chez la plupart des Monocotylédones (*Primula Auricula*) (1).

Cette différence anatomique a été étudiée d'une manière plus approfondie et sur un plus grand nombre d'espèces, en 1875, par M. Kamienski (2). Dans la structure normale, ce botaniste distingue deux types, suivant que la tige produit du liber et du bois secondaires, sans posséder de réseau radicifère (*Primula sinensis*, *P. Boveana*, *P. cortusoides*), ou qu'elle manque de liber et de bois secondaires, en produisant un réseau radicifère (*Primula elatior*, *P. officinalis*). Dans la struc-

(1) Vaupell, *Untersuchungen über das peripherische Wachsthum der Gefässbündel der dicotyledonen Rhizome*, p. 5, 13, 15. Leipzig, 1855.

(2) Kamienski, *Zur vergleichende Anatomie der Primeln* (*Inaug. Dissertation*, Strasbourg, 1875). — *Vergleichende Anatomie der Primulaceen* (*Abhandl. der naturf. Gesellschaft zu Halle*, XIV, p. 143, 1878); publié d'abord en polonais dans les *Mémoires de l'Académie des sciences de Cracovie*, III, p. 1, 1876.

ture anomale, il distingue aussi deux types, suivant que l'anomalie règne dans toute la longueur de la tige (*Primula Auricula*, *P. Palinuri*, *P. calycina*, *P. spectabilis*, *P. marginata*, *P. latifolia*, *P. villosa*, *P. minima*, *P. mistassinica*), ou ne se manifeste que dans sa région supérieure (*Primula farinosa*, *P. stricta*, *P. sibirica*, *P. longiflora*, *P. denticulata*). De sorte que, pour lui, la tige des Primevères se rattache, suivant les espèces, à quatre types différents. Nous verrons plus tard que ces quatre types se réduisent en réalité à deux, le premier et le second n'étant que des modifications du type normal, le troisième et le quatrième que des modifications du type anomal. Mais il est nécessaire de faire remarquer tout de suite que M. Kamienski a méconnu le caractère le plus important de l'anomalie; il décrit, en effet, et figure les cordons libéroligneux de la tige du *Primula Auricula* comme formés tous de bois sur leur face interne, de liber sur leur face externe et sur leurs flancs, comme possédant tous, par conséquent, la structure bilatérale des faisceaux libéroligneux ordinaires et comme étant tous des faisceaux foliaires (1), tandis que vingt ans auparavant Vaupell les avait déjà décrits et figurés comme ayant un bois central et un liber périphérique (2). La méprise est d'autant plus singulière que M. Kamienski a parfaitement reconnu l'endoderme qui entoure individuellement chaque cordon libéroligneux, caractère qui avait échappé à Vaupell.

M. de Bary a vu plus exactement les choses. Pour lui, dans la tige du *Primula Auricula*, les minces cordons libéroligneux périphériques seuls sont des faisceaux bilatéraux en train de passer dans les feuilles; tous les autres ont un bois central complètement enveloppé par le liber, conformément à la description de Vaupell, et sont, d'après sa terminologie, des faisceaux *concentriques* (3). Toujours est-il que pour M. de Bary, comme pour M. Kamienski, la tige des Primevères à structure anomale serait composée de simples faisceaux libé-

(1) Kamienski, *loc. cit.*, p. 169, pl. V, fig. 4.
(2) Vaupell, *loc. cit.*, p. 17, pl. I, fig. 1 et fig. 2.
(3) De Bary, *Vergleichende Anatomie*, p. 353, 1877.

roligneux entourés chacun d'un endoderme spécial, en un mot, appartiendrait au type astélique, au même titre que celle des Nymphéacées, par exemple, du *Ranunculus aquatilis*, de l'*Hydrocleis Humboldtii*, etc.

C'est à une tout autre conclusion que nous avons été amenés par l'étude anatomique de ces plantes, étude entreprise à la suite de circonstances qu'il convient de rappeler.

Dans la séance du 24 juillet 1885 et dans celle du 22 janvier 1886, M. Franchet a fait connaître à la Société botanique de France vingt-deux Primevères nouvelles récoltées au Yun-Nan par M. l'abbé Delavay et six Primevères nouvelles trouvées au Thibet oriental par M. l'abbé David (1); toutes ces plantes avaient été envoyées au Muséum dans le service de M. le professeur Bureau. A ce propos, l'un de nous a rappelé que la tige des Primevères antérieurement connues présente, suivant les espèces, comme il vient d'être dit, d'assez grandes différences de structure et signalé l'intérêt qu'offrirait l'étude anatomique des Primevères nouvelles (2). A la suite de ces observations, MM. Bureau et Franchet ont mis obligeamment à notre disposition des échantillons de ces plantes. Nous en avons fait l'étude anatomique, en utilisant les procédés techniques qui permettent de scruter jusque dans ses détails les plus délicats l'organisation intime des plantes desséchées, en faisant notamment le plus large emploi des divers réactifs colorants. Cette étude nous a montré que de ces vingt-neuf Primevères nouvelles (dont une encore inédite), les unes, au nombre de neuf, possèdent dans leur tige la structure normale avec plusieurs modifications, tandis que les autres, au nombre de vingt, présentent la structure anomale avec diverses variations secondaires. Il en est résulté un groupement de ces vingt-neuf espèces, d'abord en deux divisions principales, puis en six sections.

(1) Franchet, *Les* Primula *du Yun-Nan* (*Bull. de la Soc. bot.*, XXXII, p. 264, 1885). — *Nouveaux* Primula *de la Chine et du Thibet* (*Bull. de la Soc. bot.*, XXXIII, p. 61, 1886).

(2) *Bull. de la Soc. bot.*, séance du 22 janvier 1886, p. 69.

Ce résultat obtenu, nous nous sommes demandé si ce groupement partiel peut s'appliquer tel quel à la totalité des espèces du genre *Primula*, ou s'il est nécessaire d'en élargir le cadre pour les y faire entrer. Pour résoudre cette question, il fallait étudier la structure de la tige dans un nombre aussi grand que possible de Primevères antérieurement décrites. Nous avons commencé par les espèces qu'on peut observer à l'état vivant, puis nous avons utilisé les ressources de l'Herbier général du Muséum, ce qui nous a permis d'étendre nos recherches à quatre-vingt-cinq espèces anciennes (1). En y ajoutant les vingt-neuf espèces nouvelles, étudiées en premier lieu, on arrive ainsi à un total de *cent quatorze*, pour le nombre des espèces de *Primula* dont nous avons fait l'étude anatomique. Cette étude a porté principalement sur la tige feuillée, mais dans bon nombre d'espèces nous y avons joint l'examen anatomique de la racine, de la feuille et du pédoncule floral. Chez plusieurs d'entre elles, nous avons ensuite recherché l'origine et le mode de formation des racines latérales sur la tige; ce qui nous a amenés à plusieurs résultats nouveaux, notamment à expliquer tout autrement qu'on ne l'a fait jusqu'ici le mécanisme de la sortie des racines endogènes en général.

En somme, cette longue série de recherches nous a convaincus, comme on le verra plus loin, qu'il existe une concordance aussi parfaite qu'on peut le désirer entre la structure de ces plantes et leurs caractères extérieurs. En même temps, elle nous a conduits, pour sanctionner cet accord, à diviser le genre *Primula* de Linné en deux genres distincts, comme l'a fait Tournefort dès l'année 1700, savoir : le genre *Primula* Tourn., caractérisé par la structure normale de la tige, en un mot par la tige monostélique, et le genre *Auricula* Tourn., caractérisé par la structure anomale de la tige, en un mot par la tige polystélique. Dans le cours de ce travail, c'est dans ce

(1) Comme il a été dit plus haut, les recherches de M. Kamienski ont déjà porté sur dix-neuf de ces espèces; mais nous avons dû les étudier toutes à nouveau.

sens que nous emploierons désormais les dénominations génériques de *Primula* et d'*Auricula*, de Primevères et d'Auricules.

Avant d'en venir aux Auricules, disons d'abord quelques mots des Primevères.

1. *Tige des Primevères.* — Dans l'entre-nœud hypocotylé, la jeune tige des Primevères possède un cylindre central axile très étroit et sans moelle, qui continue directement le cylindre central de la racine terminale. Celui-ci est formé de deux faisceaux libériens et de deux faisceaux ligneux alternes; les faisceaux ligneux correspondent comme partout ailleurs aux cotylédons.

Au-dessus des cotylédons, qui reçoivent chacun un seul faisceau libéroligneux, le cylindre central se dilate brusquement en acquérant une large moelle et se continue ensuite avec ce caractère dans toute l'étendue de la tige et de ses diverses ramifications, notamment dans les pédoncules floraux. Sous l'endoderme, muni de plissements très nets, le péricycle est formé d'une couche de parenchyme à parois minces dans la tige feuillée, tandis qu'il est constitué par un anneau de sclérenchyme dans le pédoncule floral. Dans le pétiole, chaque faisceau libéroligneux est entouré par un péricycle spécial ordinairement non scléreux et par un endoderme particulier, que l'on peut suivre jusque dans les dernières ramifications des nervures dans le limbe. Si l'on ajoute que non seulement l'écorce et le conjonctif de la racine et de la tige, ainsi que le parenchyme général de la feuille, mais encore le liber et le bois des faisceaux renferment un plus ou moins grand nombre de cellules isolées, de même forme et de même dimension que les voisines, mais contenant une substance brune particulière et constituant par leur ensemble le tissu sécréteur de ces plantes, on aura rappelé les principaux caractères de structure communs à toutes les Primevères.

D'autres caractères anatomiques varient avec les espèces.

Parmi ces caractères variables, il en est de peu importants : telle est, par exemple, la présence, à la périphérie de la moelle de la tige, de paquets de cellules scléreuses, qui correspondent soit aux feuilles, soit aux racines latérales, dont ils solidifient l'insertion (*Primula elatior*, *P. carpathica*, *P. cortusoides*, etc.); ce sclérenchyme peut même envahir toute la moelle (*P. septemloba**, etc.) (1); l'écorce peut aussi renfermer des cellules scléreuses isolées ou groupées (*P. heucheræfolia*, etc.), à membrane parfois hérissée de verrues et de pointes (*P. malvacea**, etc.). D'autres caractères se maintiennent plus constants dans les espèces voisines et permettent, comme on va voir, de subdiviser le genre en trois sections.

Dans une première série d'espèces, la racine terminale persiste indéfiniment et se développe en un pivot ramifié à plusieurs degrés. En conséquence, la tige ne produit pas de racines latérales ou ne forme qu'accidentellement çà et là une racine adventive; elle se conserve dans sa totalité et, par le nombre de poussées annuelles dont elle se compose, on peut déjà déterminer l'âge de la plante. Le pivot produit beaucoup de liber et de bois secondaires, qui épaississent fortement son cylindre central; aussi l'écorce est-elle bientôt exfoliée jusqu'à l'endoderme, qui persiste d'abord en cloisonnant radialement ses cellules et en subérifiant leurs membranes. Plus tard, l'assise externe du péricycle se cloisonne de dehors en dedans et produit une couche de liège qui exfolie à son tour l'endoderme. Chaque année, le pivot acquiert une couche nouvelle de bois secondaire, bien distincte des précédentes, et l'on peut, aussi sûrement que dans un arbre dicotylédoné, estimer l'âge de la plante au nombre des couches ligneuses de sa racine terminale. Ainsi, nous avons compté 12 couches ligneuses dans le pivot d'un *Primula bullata** dont la tige se composait de 12 poussées annuelles,

(1) Les noms suivis d'un astérisque sont ceux des espèces de Chine et du Thibet, récemment décrites par M. Franchet.

25 couches ligneuses dans le pivot d'un *Primula bracteata** dont la tige avait 25 poussées annuelles. Comme le pivot, la tige produit en abondance du liber et du bois secondaires, qui dilatent son cylindre central et exfolient son écorce jusqu'à l'endoderme, qui se cloisonne et se subérifie. Cet endoderme subérifié protège d'abord seul la tige; plus tard il se fait une couche de liège dans l'assise externe du péricycle sous-jacent. Le bois secondaire forme des couches concentriques bien distinctes, au nombre desquelles on peut estimer l'âge de la poussée annuelle correspondante.

Les choses se passent ainsi dans les *Primula sinensis*, *P. malacoides**, *P. bullata**, *P. bracteata**, et dans une cinquième espèce du Yun-Nan encore inédite, intermédiaire entre les deux précédentes. Le *Primula sinensis* était jusqu'à présent le seul exemple connu de cette disposition; encore la réalise-t-il moins complètement que les autres, car son pivot ne persiste que dans sa région supérieure, où il porte un certain nombre de grosses radicelles de premier ordre.

Dans une seconde série d'espèces, la racine terminale disparaît, et, pour la remplacer, la tige produit des racines latérales, qui périssent à leur tour et se remplacent progressivement de bas en haut. Ces racines latérales, où l'assise subéreuse est très nettement différenciée, possèdent, suivant leur diamètre, trois, quatre, cinq et jusqu'à dix ou douze faisceaux ligneux disposés autour d'une moelle plus ou moins large, parenchymateuse ou scléreuse. En même temps, la tige se détruit elle-même à la base à mesure qu'elle croît au sommet. La marche de la destruction est pourtant assez lente pour que la tige et ses racines latérales aient le temps de produire une assez forte proportion de liber et de bois secondaires, qui dilatent leur cylindre central et exfolient ordinairement leur écorce jusqu'à l'endoderme; plus tard, il se fait aussi une couche de liège aux dépens du cloisonnement centripète de l'assise externe du péricycle. Le péricycle de la tige ne produit pas de réseau radicifère, sans doute parce que l'assise génératrice libéroligneuse suffit à la pro-

duction d'un raccord direct des racines latérales avec le liber et le bois secondaires.

A ce second groupe appartiennent les *Primula cortusoides*, *P. verticillata*, *P. Aucherii*, *P. Boveana*, *P. floribunda*, *P. rosea*, *P. obconica*, *P. simensis*, *P. megaseæfolia*, *P. reticulata*, *P. Forbesii**, *P. dryadifolia**, *P. septemloba**, *P. heucheræfolia**, *P. oreodoxa**.

Enfin, dans une troisième série d'espèces, la racine terminale disparaît aussi de bonne heure; la tige produit encore des racines latérales et se détruit de même progressivement de bas en haut. Mais ici la tige et les racines ne produisent pas ou ne forment que très peu de liber et de bois secondaires; le cylindre central ne se dilate donc pas, et l'écorce est persistante. A tout âge, les faisceaux ligneux et libériens primaires des racines latérales demeurent alors bien distincts; leur nombre varie de trois à dix, douze et quinze, suivant le diamètre de la racine; la moelle plus ou moins large qu'ils entourent est tantôt parenchymateuse (*P. petiolaris*, etc.), tantôt scléreuse (*P. elatior*, *P. grandiflora*, *P. carpathica*, etc.), ou encore parenchymateuse à la périphérie, scléreuse au centre (*P. malvacea**, etc.). Sans doute pour remédier au défaut ou à l'insuffisance de l'assise génératrice libéroligneuse, la tige engendre dans son péricycle un système plus ou moins développé de faisceaux libéroligneux surnuméraires, anastomosés horizontalement entre eux et avec les faisceaux primaires, et sur lesquels à leur tour viennent s'insérer les racines latérales, nées en dehors d'eux dans le péricycle : c'est le réseau radicifère, signalé pour la première fois par M. Trécul en 1846, dans les *Primula officinalis* et *P. grandiflora* (1), étudié avec plus de détail et figuré en 1875 par M. Kamienski chez les *Primula elatior* et *P. officinalis*. Quand les faisceaux qui composent le réseau radicifère sont aussi volumineux que les faisceaux normaux, et que la section

(1) Trécul, *Recherches sur l'origine des racines* (*Ann. des sc. nat.*, 3e série, V, p. 348, 1846).

transversale les rencontre dans leur course longitudinale, montante ou descendante, il semble qu'on ait affaire à l'anomalie bien connue de la tige des Chénopodiacées; la ressemblance est d'autant plus grande que ces faisceaux surnuméraires péricycliques forment quelquefois, en certains points, deux arcs concentriques séparés par du parenchyme.

A ce troisième groupe se rattachent les *Primula officinalis*, *P. macrocalyx*, *P. inflata*, *P. suaveolens*, *P. variabilis*, *P. elatior*, *P. Pallasii*, *P. amœna*, *P. grandiflora*, *P. acaulis*, *P. intricata*, *P. Perreiniana*, *P. petiolaris*, *P. Thomasinii*, *P. unicolor*, *P. elliptica*, *P. carpathica*, *P. sikkimensis*, *P. auriculata* (1), *P. malvacea**.

Qu'il s'agisse de la troisième série d'espèces ou de la seconde, en d'autres termes, qu'il y ait ou non un réseau radicifère péricyclique, les racines latérales prennent naissance sur la tige de la même manière. Elles procèdent tout entières du péricycle; l'endoderme et la zone corticale interne issue de son cloisonnement tangentiel sont détruits latéralement, mais persistent autour du sommet, qu'ils recouvrent d'une coiffe surnuméraire. Sur les points principaux, nous nous trouvons d'accord avec les observations récentes de M. Lemaire sur le *Primula elatior*, publiées dans ce Recueil (2). Nous nous proposons d'ailleurs de revenir bientôt sur ce sujet dans un mémoire spécial.

En résumé, les quarante espèces de Primevères que nous avons étudiées peuvent se grouper, d'après la conformation de leur appareil végétatif et la structure de leur tige et de leurs

(1) Il s'agit ici du *Primula auriculata* de Boissier, c'est-à-dire de la plante d'Asie Mineure. On sait que la plante de Sibérie, confondue autrefois avec la précédente sous le nom de *P. auriculata* Lamarck (*P. auriculata* β *sibirica* Led.), a été reportée par Boissier au *P. algida* (*Flora orientalis*, IV, p. 28, 1875). L'anatomie, non seulement confirme cette séparation, mais en démontre plus fortement la nécessité, puisque la plante d'Asie Mineure se trouve avoir la structure normale qui appartient aux Primevères, tandis que la plante de Sibérie a la structure anomale qui caractérise les Auricules.

(2) Lemaire, *Recherches sur l'origine et le développement des racines latérales chez les Dicotylédones* (*Ann. des sc. nat.*, 7e série, III, p. 194, 1886).

racines, en trois sections, que l'on peut dénommer et caractériser comme il suit :

PRIMULA. — Le cylindre central de la tige se dilate et prend une moelle au-dessus des cotylédons, puis se continue indéfiniment sans se diviser.

Section 1. SINENSES. Pivot persistant; pas de racines latérales. Liber et bois secondaires exfoliant l'écorce.

Primula sinensis, malacoides, bullata*, bracteata**, plus une cinquième encore inédite.

Section 2. CORTUSOIDES. Pivot fugace; racines latérales. Liber et bois secondaires exfoliant l'écorce; pas de réseau radicifère.

Primula cortusoides, verticillata, Aucherii, Boveana, floribunda, rosea, obconica, simensis, megaseæfolia, reticulata, Forbesii, dryadifolia*, septemloba*, heucheræfolia*, oreodoxa**.

Section 3. OFFICINALES. Pivot fugace; racines latérales. Pas ou très peu de liber et de bois secondaires sous l'écorce persistante; réseau radicifère.

*Primula officinalis, macrocalyx, inflata, suaveolens, variabilis, elatior, Pallasii, amœna, grandiflora, acaulis, intricata, Perreiniana, petiolaris, Thomasinii, unicolor, elliptica, carpathica, sikkimensis, auriculata, malvacea**.

A quelques différences près, notre section 2 correspond à la section *Sphondylia* de Duby (1), notre section 3 à sa section *Primulastrum*. Le *Primula sinensis*, placé par Duby en tête de sa section *Primulastrum*, où il fait exception, devient pour nous le type d'une section à part, séparation reconnue nécessaire depuis longtemps, que certains auteurs ont même exagérée en voulant élever cette espèce au rang de genre distinct (*Primulidium* Spach, *Oscaria* Lilja). Le *Primula cortusoides*, classé par Duby dans sa section *Primulastrum*, fait partie de notre section 2, qui lui doit son nom. D'autre part, nous excluons du genre *Primula*, pour le classer dans le genre

(1) De Candolle, *Prodromus*, t. VIII, p. 34, 1844.

Auricula, le *Primula prolifera*, rangé par Duby dans sa section *Sphondylia;* et inversement, nous admettons parmi les Primevères quatre espèces placées par Duby dans ses trois sections *Auricula*, *Arthritica* et *Aleuritia*, dont toutes les autres espèces sont des Auricules, savoir : les *Primula reticulata* et *rosea* dans notre section 2, les *Primula elliptica* et *auriculata* dans notre section 3.

A part ces quelques déplacements, dont la nécessité se trouve d'ailleurs confirmée par l'étude des caractères extérieurs, on voit que notre groupement anatomique concorde avec la classification de Duby. Notre coupe principale, qui sépare les Primevères des Auricules, passe, en effet, exactement entre la seconde et la troisième des cinq sections admises par cet auteur, et l'accord est tout aussi satisfaisant pour les divisions secondaires, ainsi qu'on vient de le voir pour les Primevères, et qu'on le verra bientôt pour les Auricules.

2. *Tige des Auricules.* — Dans les Auricules, la racine terminale disparaît de bonne heure, et la tige produit des racines latérales qui se détruisent progressivement et se remplacent de bas en haut. Ces racines latérales ont la même structure que celles des Primevères. L'assise subéreuse y est aussi très nettement différenciée; sous cette assise s'étend quelquefois une zone scléreuse (*Auricula incisa**, etc.); ailleurs l'écorce est tout entière constituée par un parenchyme scléreux, mais non lignifié, dont chaque cellule possède quatre canalicules disposés en croix, deux suivant le rayon, deux suivant la tangente (*A. Stuartii*). Le cylindre central compte, suivant le diamètre de la racine, trois, quatre, cinq et jusqu'à dix ou douze faisceaux libériens et ligneux disposés autour d'une moelle plus ou moins large, tantôt parenchymateuse (*A. Delavayi**, *A. Poissoni**, etc.), tantôt scléreuse (*A. spectabilis*, *A. Davidi**, etc.). Il ne s'y fait pas ou il ne s'y fait que très peu de liber et de bois secondaires, de sorte que l'écorce persiste et que la structure primaire demeure bien visible à tout âge. Ces racines prennent naissance sur la tige, pour leur cylindre central aux

dépens du péricycle, pour leur écorce et leur coiffe aux dépens de l'écorce et surtout de l'endoderme; elles s'insèrent sur les faisceaux libéroligneux de la tige par l'intermédiaire d'un réseau radicifère péricyclique plus ou moins développé. Sous ces divers rapports, les Auricules se comportent toutes comme les Primevères de notre section 3 (*Primula officinalis*, *elatior*, etc.). Elles ressemblent encore à ces Primevères plus qu'à celles des deux premières sections, parce que leur tige ne produit pas ou ne forme que très peu de liber et de bois secondaires.

La feuille et le pédoncule floral ont aussi la même structure que dans les Primevères. La feuille reçoit de la tige, tantôt un seul gros faisceau en arc, bientôt trifurqué (*Auricula longiflora*, *A. denticulata*, *A. algida*, etc.), tantôt un plus ou moins grand nombre de petits faisceaux distincts (*Auricula ursi*, *A. hirsuta*, *A. commutata*, etc.); dès la base, chacun de ces faisceaux est enveloppé d'un endoderme propre, en sorte que la structure de la feuille est astélique dans toute son étendue. Le pédoncule floral a ses faisceaux libéroligneux disposés en cercle autour d'une large moelle, et séparés de l'endoderme par un péricycle scléreux : il est monostélique. Comme dans les Primevères, la racine, la tige et la feuille renferment constamment, dans leurs diverses régions, des cellules de même forme et dimension que les voisines, mais remplies d'une substance spéciale de couleur brune, cellules dont l'ensemble constitue le tissu sécréteur de ces plantes. Comme dans les Primevères aussi, la tige peut renfermer dans son écorce et dans sa moelle des groupes de cellules scléreuses, qui donnent de la solidité à l'attache des feuilles et des racines.

Voilà pour les ressemblances. Les différences, qu'il s'agit maintenant de préciser, sont toutes localisées dans la tige feuillée.

L'entre-nœud hypocotylé de la tige, comme la racine terminale qui le prolonge, a pourtant, dans les Auricules, la même structure que dans les Primevères, et chaque cotylédon

y reçoit aussi un seul faisceau libéroligneux. Mais, au-dessus des cotylédons, le cylindre central, au lieu de se dilater, se continue tel quel, sans prendre de moelle ou en ne prenant qu'une très petite moelle. Lorsque la tige demeure très grêle dans toute son étendue et ne porte que de très petites feuilles, le cylindre central étroit peut se conserver indéfiniment simple et axile; la tige demeure alors monostélique, bien que d'une autre façon que chez les Primevères. Parmi les nombreuses Auricules étudiées jusqu'ici, une seule nous a offert ce caractère : c'est l'*Auricula reptans* (pl. XIII, fig. 1 et 2), dont la tige se trouve posséder ainsi la structure bien connue de celle de l'*Hottonia palustris*. Mais l'Hottonie doit sans doute l'étroitesse de son cylindre central à sa végétation submergée, de sorte que sa structure n'est pas rigoureusement comparable à celle des Auricules.

Dans toutes les autres espèces du genre, après avoir traversé de la sorte un nombre d'entre-nœuds plus ou moins grand, qui peut se réduire à trois ou quatre, par exemple, dans l'*Auricula ursi*, le cylindre central s'aplatit et se divise par le milieu en deux moitiés (pl. XIX, fig. 24), qui s'arrondissent, se ferment, s'écartent l'une de l'autre et forment deux stèles distinctes et excentriques : c'est le début de la polystélie. Les choses peuvent en rester là et la tige adulte n'avoir que deux stèles ou trois, si l'une des deux s'est divisée plus tard (pl. XIII, fig. 3, 4, 5, 15, 16 et 18) (*Auricula minutissima*, *A. glutinosa*, *A. incisa**, *A. longiscapa*, *A. erosa*, *A. yunnanensis**, *A. glacialis**, etc.).

Ordinairement chacune des deux stèles se bifurque à son tour dans une direction perpendiculaire à la première, et la section transversale en renferme d'abord trois, puis quatre, ensuite cinq lorsque l'une des quatre s'est de nouveau dédoublée. Bon nombre d'espèces, dont la tige ne grossit pas beaucoup, en restent à cet état et n'offrent à l'état adulte que cinq stèles, disposées en cercle autour de la région centrale de l'écorce, nombre qui est en relation avec la disposition des feuilles (fig. 6, 7, 8, 9 et 11) (*Auricula angustifolia*, *A. capi-*

tellata, *A. involucrata*, *A. borealis*, *A. algida*, *A. Parryi*, *A. Flœrkeana*, *A. farinosa*, *A. Balbisii*, *A. integrifolia*, *A. uniflora*, *A. Maximowiczii*, *A. Allionii*, *A. Davidi**, *A. ovalifolia**, *A. spicata**, etc.).

Chez d'autres Auricules, la bifurcation se continue un peu plus longtemps, et la tige adulte contient huit stèles disposées en cercle et en rapport avec la disposition des feuilles (fig. 10) (*Auricula minima*, *A. Muretiana*, *A. Clusiana*, *A. tyrolensis*, *A. macrocarpa*, *A. Dickieana*, *A. glabra*, *A. Kitaibeliana*, *A. Stuartii*, *A. cuneifolia*, *A. amethystina**, *A. venusta**, etc.); ailleurs, le même phénomène se poursuit davantage, et l'on compte à la fin une douzaine (fig. 13) (*Auricula carniolica*, etc.) et jusqu'à une vingtaine (fig. 12) (*Auricula Delavayi**, etc.) de stèles rangées en un cercle unique.

Enfin, dans d'autres espèces, la division se répète plus fréquemment encore, de façon que les stèles, très nombreuses et très étroites, ne peuvent plus tenir toutes dans un seul cercle; elles sont alors disséminées de la périphérie au centre dans toute l'épaisseur du parenchyme; pourtant, un certain nombre d'entre elles, plus grosses que les autres, dessinent encore un cercle assez régulier sur la section transversale. Dans ce cas, le nombre des stèles peut se réduire à une douzaine (*Auricula pedemontana*, *A. doanensis*, etc.) ou à une vingtaine (fig. 14) (*Auricula spectabilis*, etc.); mais ordinairement il atteint quarante à cinquante (pl. XIV, fig. 22) (*Auricula ursi*, *A. latifolia*, *A. commutata*, etc.), et même s'élève jusqu'à soixante-dix et quatre-vingts (*Auricula hirsuta*, etc.). C'est sans doute parce que ce dernier cas a été étudié le premier dans l'*Auricula ursi* que la véritable nature des choses a pu être si longtemps méconnue.

Ce n'est pas seulement le nombre et la disposition des stèles dans la tige adulte, mais encore leur dimension et leur forme qui varient avec les espèces. Quand les stèles sont nombreuses, qu'elles soient d'ailleurs rangées en cercle ou disséminées, elles sont toujours très étroites et circulaires sur la section transversale (fig. 12, 13, 14 et 22) (*Auricula Delavayi**,

A. ursi, *A. latifolia*, *A. commutata*, etc.). Quand le nombre en est faible, réduit par exemple à cinq ou trois, elles peuvent être encore très étroites et à section circulaire (*Auricula Allionii*, *A. angustifolia*, *A. uniflora*, *A. minima*, etc.); mais ordinairement elles sont plus grosses, et alors tantôt conservent leur contour circulaire (fig. 6 et 7) (*Auricula algida*, *A. capitellata*, *A. erosa*, *A. pubescens*, etc.), tantôt s'aplatissent tangentiellement en forme d'arcs (fig. 8, 11, 15, 18) (*Auricula farinosa*, *A. Maximowiczii*, *A. Parryi*, *A. longiflora*, *A. cernua**, *A. membranifolia**, etc.).

Autour de chaque stèle, le parenchyme de la tige, qui est tout entier cortical, dispose ses cellules à la fois en cercles concentriques et en séries radiales, en laissant entre leurs angles arrondis des méats quadrangulaires, en un mot se comporte comme le fait l'écorce autour du large et unique cylindre central des Primevères (pl. XIV, fig. 23 et 26). La dernière de ces assises circulaires porte les plissements échelonnés qui caractérisent l'endoderme (*e*, fig. 23).

Sous l'endoderme, la stèle commence par un péricycle formé d'un ou deux rangs de cellules à parois minces (*p*, fig. 23); puis viennent, suivant le diamètre de la stèle considérée, au moins deux, le plus souvent trois, quatre, cinq et jusqu'à huit ou dix petits faisceaux libériens, séparés par autant de rayons péricycliques (*l*, fig. 23) ; leur nombre indique celui des faisceaux libéroligneux qui entrent dans la composition de la stèle. En dedans de chacun de ces faisceaux libériens se trouve, en effet, un faisceau ligneux à développement centrifuge, formé de vaisseaux et de parenchyme à parois minces (*v*, fig. 23); latéralement, ces faisceaux ligneux peuvent être séparés par d'étroits rayons, mais souvent ils confluent en un anneau ligneux continu. Si la stèle est très étroite, chacun de ces faisceaux part du centre même, où il touche tous ses voisins : il n'y a pas de moelle (fig. 23) (*Auricula ursi*, *A. latifolia*, *A. commutata*, *A. carniolica*, *A. Delavayi**, etc.); c'est le cas le plus fréquent. Si la stèle est plus grosse, chaque faisceau ligneux se différencie à partir d'un point si-

tué à quelque distance du centre, et la région centrale est occupée par une moelle formée de cellules étroites et longues, à parois quelquefois minces (fig. 11) (*Auricula Balbisii*, *A. Maximowiczii*, etc.), plus souvent épaissies et lignifiées (pl. XIV, fig. 27) (*Auricula spectabilis*, *A. Clusiana*, *A. glutinosa*, *A. Flœrkeana*, *A. Davidi**, *A. ovalifolia**, etc.); la tige possède alors autant de moelles que de stèles, elle a non pas *une* moelle, mais *des* moelles. Par contre, les rayons péricycliques n'existent pas toujours; il n'est pas rare que les faisceaux libériens confluent latéralement tous ensemble sous le péricycle en un anneau continu, entourant l'anneau ligneux; il devient alors impossible de préciser le nombre des faisceaux libéroligneux qui composent la stèle (*Auricula Delavayi**, etc.).

Quand la stèle n'a pas de moelle scléreuse, elle produit quelquefois dans son péricycle, mais seulement sur la face tournée vers l'axe de la tige, un faisceau de sclérenchyme, qui lui donne le soutien nécessaire et en même temps lui imprime une symétrie bilatérale (*Auricula tyrolensis*, *A. minima*, etc.). A défaut de sclérenchyme à l'intérieur de leurs stèles, nombre d'Auricules développent dans la région centrale, aussi bien que dans la région périphérique de leur écorce, des cellules scléreuses, ordinairement groupées en paquets plus ou moins gros (fig. 6), quelquefois isolées (*Auricula pubescens*, *A. Muretiana*, *A. incisa*, *A. doanensis*, *A. membranifolia**, etc.). Ces îlots scléreux sont quelquefois séquestrés plus tard par une couche de liège qui se forme autour d'eux (*p*, fig. 6) (*Auricula pubescens*, etc.); une pareille couche de liège se développe aussi quelquefois tardivement autour de la région centrale du bois de la stèle, isolant ainsi le bois interne, le premier formé, du bois périphérique formé plus tard et qui demeure vivant (*A. pubescens*, etc.).

A part cette formation accidentelle de liège, il ne se fait pas de tissus secondaires à l'intérieur des stèles, ou bien il ne s'y fait que des traces de liber et de bois secondaires; de sorte qu'une fois différenciées, elles ne s'épaississent pas.

Quels qu'en soient le nombre, la disposition, la forme et la structure, les stèles ne cheminent pas parallèlement côte à côte dans la tige. Fréquemment, au contraire, on les voit qui se rapprochent latéralement et s'unissent bord à bord, de manière à former sur la section transversale un petit arc si elles étaient circulaires, un arc plus large si elles étaient déjà aplaties en lames; plus haut, elles se séparent de nouveau et divergent pour aller bientôt s'unir à d'autres sur le bord opposé. En un mot, les stèles sont anastomosées en un réseau, dans lequel la dimension relative des mailles et des cordons varie beaucoup suivant les espèces. Si les mailles sont longues et les cordons étroits, la section transversale n'offre que çà et là quelques stèles unies en arc, la plupart sont libres : la tige peut être dite *dialystèle* (pl. XIII, fig. 9, 12, 13 et 14; pl. XIV, fig. 22) (*Auricula ursi*, *A. marginata*, *A. Delavayi**, etc.). Si les mailles sont au contraire très courtes et les cordons très larges, la section transversale montre les stèles unies en un petit nombre d'arcs étendus, si la section a rencontré plusieurs mailles (pl. XIII, fig. 11, 15, 18; pl. XV, fig. 28), en un anneau ouvert d'un côté, si la section n'a traversé qu'une seule maille (pl. XV, fig. 30), enfin, en un anneau complètement fermé si la section n'a intéressé aucune maille (fig. 29) : la tige peut être dite *gamostèle* (*Auricula purpurea*, *A. obtusifolia*, *A. japonica*, *A. cernua**, *A. sonchifolia**, *A. nutans**, etc.).

Cette fusion latérale de toutes les stèles en un manchon libéroligneux, percé seulement çà et là d'une petite ouverture pour le départ d'un faisceau foliaire et entourant la région centrale de l'écorce à la façon d'une moelle, imprime à la tige des Auricules qui la présentent une structure très singulière, qui n'est pas sans ressembler, au premier abord, à celle de la tige des Primevères. Mais il faut bien se garder de confondre la gamostélie des premières avec la monostélie des secondes. Il suffit d'ailleurs d'un peu d'attention pour éviter cette erreur. Dans les Auricules gamostèles, en effet, l'anneau libéroligneux est pareil sur ses deux faces. Contre son

bord interne (pl. XV, fig. 31), la région centrale de l'écorce emprisonnée dispose ses cellules en séries radiales et en cercles concentriques, et se termine par un endoderme, comme la zone corticale périphérique le fait contre son bord externe. Sous cet endoderme interne et du centre à la périphérie, on trouve un péricycle, du liber et du bois, comme sous l'endoderme externe de la périphérie au centre. Si les stèles fusionnées sont dépourvues de moelle, les deux zones concentriques de bois inverses sont en contact et n'en font qu'une, qui développe ses vaisseaux vers l'extérieur dans son feuillet externe, vers l'intérieur dans son feuillet interne (fig. 31) (*Auricula prolifera*, *A. japonica*, etc.). La tige n'a qu'une fausse moelle. Si les stèles fusionnées ont chacune une petite moelle scléreuse, l'épaisseur du manchon libéroligneux est partagée en deux moitiés par une zone médullaire scléreuse, qui sépare les deux couches ligneuses inverses (fig. 28) (*Auricula Davidi**, etc.). Outre sa fausse moelle, la tige possède alors une vraie moelle, comprise dans l'épaisseur même de son anneau libéroligneux.

De ces stèles ainsi anastomosées en réseau partent des faisceaux bilatéraux qui se rendent horizontalement dans les feuilles. Souvent la feuille ne prend à la tige qu'un seul gros faisceau, qui se trifurque en sortant. Avant de quitter la stèle correspondante, ce faisceau foliaire y grandit beaucoup, et, en s'élargissant sur place en forme d'arc, la sépare en deux moitiés, en deux demi-cercles, que cet arc réunit; après le départ de cet arc, les deux moitiés se referment chacune pour son compte, et au lieu d'une stèle, il y en a deux (pl. XIII, fig. 5, 7, 8, 10). En d'autres termes, chaque départ de faisceau foliaire détermine la formation d'une maille de réseau, du fond de laquelle ce faisceau se détache (1). La forme du ré-

(1) C'est sans doute cette déformation, cette disjonction de la stèle par suite de la croissance tangentielle du faisceau foliaire qui va la quitter, qui a porté M. Kamienski à regarder les espèces où ce phénomène est très marqué (*Auricula farinosa*, *stricta*, *sibirica*, *denticulata*, etc.) comme participant à la fois de la structure normale des Primevères et de la structure anomale des Auri-

seau, ainsi que le nombre 3, 5, 8, 13, etc., des stèles disposées en cercle sur la section transversale, sont alors en relation étroite avec la disposition $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$, etc., des feuilles (*Auricula algida, A. farinosa*, etc.) (pl. XIII, fig. 6 à 10; fig. 15, 18). Dans les espèces gamostèles, on voit, en deux ou trois points de la section transversale, le faisceau foliaire se préparer de la même manière dans l'anneau libéroligneux; en chacun de ces points l'anneau est interrompu par un arc à structure normale, qui va en s'élargissant, et enfin s'échappe horizontalement, laissant à sa place un trou qui est la maille correspondante du réseau (pl. XV, fig. 29 et 30).

Ailleurs, la feuille reçoit de la tige plusieurs petits faisceaux, dont un médian, faisceaux qui proviennent d'autant de stèles distinctes; tout ce qui vient d'être dit du faisceau unique peut alors se répéter du faisceau médian, avec cette différence que, vu son petit volume, il ne déforme que très peu la stèle qui le produit, avant de la dédoubler par son départ (fig. 14, 22); quant aux faisceaux latéraux, ils ne déforment pas du tout leurs stèles génératrices, et après leur départ celles-ci se referment tout simplement sans se dédoubler (pl. XIV, fig. 25). Dans ce cas, c'est seulement la portion du réseau formée par les stèles génératrices des faisceaux médians qui a ses mailles en rapport avec la disposition des feuilles; les anastomoses des stèles productrices des faisceaux latéraux entre elles et avec les premières compliquent irrégulièrement le réseau, et le compliquent d'autant plus que les faisceaux latéraux, et par conséquent leurs stèles productrices, sont plus nombreux. Le maximum de cette complication est offert par les espèces à stèles nombreuses et disséminées, où les productrices des faisceaux médians sont disposées en un cercle unique, mais où les formatrices des faisceaux latéraux sont dispersées sans ordre en dedans et en dehors de ce cercle (pl. XIII, fig. 14; pl. XIV, fig. 22) (*Auricula ursi, A. margi-*

cules, et à en faire une section spéciale intermédiaire aux deux premières (*loc. cit.*, p. 174). Cette séparation est inadmissible ; toutes ces espèces sont bien des Auricules, non des Primevères.

nata, *A commutata*, *A. latifolia*, etc.). La relation entre la disposition des feuilles et la marche des cordons libéroligneux dans la tige a d'ailleurs été étudiée avec soin et figurée par M. Kamienski dans plusieurs Auricules (*A. ursi*, *A. spectabilis*, *A. minima*, *A. mistassinica*) (*loc. cit.*, p. 172, pl. V).

Dans tous les cas, chaque faisceau foliaire, en se détachant de la stèle génératrice, entraîne l'arc d'endoderme correspondant (fig. 25), qui se reploie et se referme autour de lui, de manière à l'envelopper d'un endoderme particulier, qui le suivra plus tard, comme il a été dit (p. 294), dans toutes ses ramifications. Si la stèle génératrice a une moelle scléreuse, un paquet scléreux dérivé de cette moelle accompagne le faisceau foliaire sur sa face supérieure et sous son endoderme jusqu'à la base de la feuille (pl. XIII, fig. 14) (*Auricula spectabilis*, etc.).

Outre les faisceaux foliaires, les stèles produisent des racines latérales, dont la disposition par rapport aux feuilles est déterminée dans chaque cas particulier par la forme du réseau stélique (pl. XIII, fig. 7, 9, 11, 15). Quand les stèles sont très étroites, les racines peuvent naître aussi sur leur parcours libre, elles s'attachent alors par une base très grêle (*Auricula ursi*, etc.); mais, s'il leur faut une base un peu large, elles prennent naissance sur les arcs qui résultent de la fusion momentanée de plusieurs stèles voisines (fig. 9, 12) (*Auricula Delavayi**, etc.).

Pour former une racine, les cellules du péricycle se segmentent activement sur un arc d'une certaine étendue, le maximum du cloisonnement ayant toujours lieu en dehors d'un des faisceaux libériens (*p*, fig. 26). De la protubérance conique de méristème ainsi formée, la partie interne, la base du cône, se différencie d'abord en fascicules libéroligneux rayonnants et anastomosés, qui contournent le groupe libérien pour aller s'attacher de chaque côté au bois de la stèle, c'est-à-dire en un réseau radicifère. Ce réseau est très petit si la stèle est étroite (*Auricula ursi*, etc.); il est plus développé si la

stèle est large (*r*, fig. 11) ou s'il se forme au point de fusion de plusieurs stèles étroites (fig. 9, 12) (*A. Delavayi**, etc.) ; il atteint son maximum de développement dans les espèces gamostèles (*A. japonica*, *A. prolifera*, etc.), où il s'étend dans l'épaisseur du péricycle sur toute la périphérie de l'anneau libéroligneux (pl. XV, fig. 29 et 30), contribuant ainsi à accroître encore la ressemblance de structure déjà signalée (p. 299) entre ces Auricules et les Primevères de la section 3. Après quoi, la partie externe de la protubérance, la pointe du cône, devient le corps de la racine. Les cellules de l'endoderme de la tige, situées en dehors de l'arc péricyclique en voie de cloisonnement, se segmentent en même temps (pl. XIV, *éc'*, fig. 26) et produisent une couche de tissu bientôt détruite latéralement, mais persistant autour du sommet qu'elle recouvre d'une fausse coiffe.

On voit donc que, chez les Auricules, la racine latérale naît de l'une des stèles constitutives de la tige exactement de la même manière que chez les Primevères du cylindre central unique. Ainsi formée, la racine fait un crochet vers le bas et traverse obliquement l'écorce de la tige pour s'échapper au dehors; en même temps, elle se soude intimement avec cette écorce par son assise externe, et, sans la différenciation si profonde de son assise subéreuse, on aurait de la peine à tracer la limite des deux membres. Le mode de formation des racines latérales des Primevères et des Auricules, ainsi que le mécanisme de la sortie de ces racines latérales, et en général de tous les organes endogènes, fera d'ailleurs l'objet d'un mémoire spécial (1).

La tige des Auricules se ramifie çà et là à l'aisselle de ses feuilles en produisant soit une branche feuillée, soit un pédoncule floral. La branche feuillée possède dès sa base plusieurs stèles affectant la même disposition que dans la tige

(1) Quelques-uns des résultats qui seront exposés dans ce nouveau mémoire ont été communiqués récemment par nous à la Société botanique, sous le titre : *Observations sur la sortie des racines latérales et en général des organes endogènes* (séance du 24 mai 1886).

mère; elle est polystélique. Il en est tout autrement du pédoncule floral, qui renferme, sous l'endoderme, un cercle de faisceaux libéroligneux bilatéraux entourant une large moelle, et enveloppés par un péricycle scléreux: il est monostélique. Tantôt on passe brusquement d'une structure à l'autre; à l'intérieur de l'écorce de la tige mère, les cordons libéroligneux du pédoncule floral de l'*Auricula ursi*, par exemple, sont déjà des faisceaux bilatéraux. Tantôt, au contraire, on observe des transitions entre la polystélie et la monostélie; dans l'*Auricula Delavayi*, par exemple, le pédoncule floral renferme, à sa base même, plusieurs stèles disposées en cercle; il est polystélique, comme une branche ordinaire. Mais bientôt toutes ces stèles fusionnent leurs endodermes externes et leurs péricycles externes en un endoderme général et en un péricycle général, qui devient scléreux; puis l'endoderme interne s'arrête, ainsi que les faisceaux libéroligneux inverses, et la polystélie s'efface, en même temps que la région centrale de l'écorce devient la moelle de la stèle unique. C'est donc ici par une transformation, consistant en une fusion latérale et une dégradation interne des stèles, que la polystélie fait retour à la monostélie; celle-ci se maintient ensuite, comme on sait, dans toute la longueur du pédoncule et des pédicelles qu'il porte.

En résumé, ce qui caractérise toutes les Auricules et ce qui les sépare de toutes les Primevères, c'est l'incapacité où sont ces plantes de dilater le cylindre étroit qui occupe la base de leur tige, incapacité qui entraîne, à une seule exception près, la bifurcation répétée de ce cylindre, et, par suite, la polystélie. Le nombre, la forme et la disposition des stèles ainsi produites, lorsque la tige est parvenue à l'état adulte, permettent de grouper comme il suit, en quatre sections, les soixante-quatorze espèces que nous avons étudiées.

AURICULA. — Le cylindre central de la tige demeure étroit et sans moelle pendant un nombre plus ou moins grand d'entre-nœuds au-dessus des cotylédons; puis, presque toujours, il se bifurque à plusieurs reprises et produit

des stèles excentriques, dont la forme, la dimension, le nombre et la disposition dans l'écorce, à l'état adulte, varient suivant les espèces. Pivot fugace; racines latérales s'insérant par le moyen d'un réseau radicifère. Dans la tige, comme dans les racines, pas ou très peu de liber et de bois secondaires sous l'écorce persistante.

Section 1. REPTANTES. Stèle axile unique, se prolongeant sans se diviser jusqu'au sommet de la tige, qui demeure très grêle.

Auricula reptans.

Section 2. URSINÆ. Stèles circulaires, plus ou moins nombreuses, disséminées ou rangées en un cercle unique, çà et là fusionnées en petits arcs.

Auricula ursi, calycina, Palinuri, hirsuta, latifolia, marginata, commutata, pedemontana, doanensis, spectabilis, carniolica, Delavayi, Muretiana, minima, tyrolensis, villosa, Clusiana, glabra, cuneifolia, venusta, Kitaibeliana, angustifolia, pubescens, algida, Flœrkeana, nivalis, integrifolia, Allionii, Parryi, Balbisii, glutinosa, erosa, minutissima, uniflora, yunnanensis** (1).

Section 3. FARINOSÆ. Stèles étalées en arcs, peu nombreuses et disposées en un cercle unique, çà et là fusionnées en arcs plus larges.

Auricula farinosa, Stuartii, involucrata, sibirica, borealis, stricta, longiscapa, mistassinica, Heydei, viscosa, denticulata, longiflora, capitellata, macrocarpa, Maximowiczii, Dickieana, Moorcroftiana, glacialis, Poissoni*, bella*, secundiflora*, sonchifolia*, calliantha*, spicata*, pinnatifida*, amethystina*, membranifolia*, incisa*, Davidi*, ovalifolia*, moupinensis*.*

Section 4. JAPONICÆ. Stèles fusionnées en un anneau plus ou moins complet; réseau radicifère étalé sur presque toute la périphérie de l'anneau.

Auricula japonica, prolifera, purpurea, obtusifolia, nutans, cernua*, serratifolia*.*

(1) Les espèces de cette section sont rangées d'après le nombre décroissant des stèles, nombre qui peut dépasser cinquante dans les premières et se réduire à deux ou trois dans les dernières.

Ainsi constitué, le genre Auricule se montre beaucoup plus homogène que le genre Primevère; aussi, le groupement de ses espèces en sections, qui ne repose que sur le nombre, la forme et la disposition des stèles, est-il loin d'avoir la même valeur que dans les Primevères. La monostélie du *Primula reptans* n'est en somme qu'un arrêt de développement. Entre les stèles arrondies de la seconde section et les stèles aplaties en lames de la troisième, entre la dialystélie presque complète de l'*Auricula ursi* et de ses voisines et la gamostélie presque complète de l'*Auricula japonica* et de ses pareilles, on observe toute une série d'intermédiaires; telle espèce, comme l'*A. Parryi*, par exemple, pourrait être placée tout aussi bien dans la troisième section que dans la seconde, tandis que telle autre, comme l'*A. sonchifolia*, par exemple, pourrait prendre rang dans la quatrième section tout aussi bien que dans la troisième.

Quoi qu'il en soit, à part les *Primula auriculata*, *reticulata*, *rosea* et *elliptica*, qui sont, comme on l'a vu plus haut, de véritables Primevères, le tableau qui précède renferme toutes les espèces groupées par Duby dans les trois dernières sections *Auricula*, *Arthritica* et *Aleuritia* de son genre *Primula*. Par contre, il contient le *Primula prolifera*, rangé par Duby en tête de sa première section *Primulastrum*, plante qui n'est pas une Primevère, mais bien une Auricule gamostèle, voisine de l'*Auricula japonica*, dont elle se rapproche d'ailleurs à beaucoup d'autres égards. De plus, on voit que nos sections 1 et 2, contenant les espèces à stèles circulaires, correspondent à l'ensemble des sections *Auricula* et *Arthritica* de Duby, tandis que nos sections 3 et 4 correspondent ensemble à sa section *Aleuritia*. Malgré le peu de valeur de ces sections, un accord satisfaisant se maintient donc entre le groupement anatomique et la classification basée sur les caractères extérieurs.

3. *Tige des autres Primulacées.* — Ajoutons, pour terminer, renvoyant sur ce point au mémoire de M. Kamienski (1), que

(1) *Loc. cit.*, p. 177 et suiv.

toutes les autres Primulacées ont, comme les Primevères, la tige monostélique. Les *Androsace*, par exemple, dont la tige possède la structure normale des Dicotylédones, avec liber et bois secondaires exfoliant l'écorce et sans réseau radicifère, se rattachent aux *Primula* par deux côtés différents : par les espèces dont le pivot dure autant que la plante, c'est-à-dire un ou deux ans (*Androsace septentrionalis*, *A. maxima*, etc.), à la section du *Primula sinensis ;* par les espèces pérennantes à pivot fugace et à racines latérales (*A. ciliata*, *geraniifolia*, etc.), à la section du *Primula cortusoides*. De même les *Gregoria* (*G. Vitaliana*, etc.) et *Dionysia* (*D. revoluta*, etc.) se laissent rattacher au *Primula sinensis*, les *Cortusa* et *Soldanella* au *Primula cortusoides*, le *Dodecatheon* au *Primula elatior*, etc. Seuls, les *Hottonia* ressemblent de quelque façon aux Auricules; avec son cylindre central étroit à moelle très réduite, la tige de ces plantes partage, en effet, la structure de celle de l'*Auricula reptans*. Mais il faut remarquer qu'il y a ici adaptation à la vie aquatique, et que, par conséquent, cette ressemblance est de nature à nous égarer plutôt qu'à nous servir dans la recherche des affinités.

2. TIGE DES GUNNÉRAS.

Dans un mémoire important sur la morphologie des organes végétatifs des Gunnéras, M. Reinke a montré que la structure de ces plantes diffère beaucoup de celle des Dicotylédones ordinaires (1). La racine et la tige y sont, en effet, dépourvues de liber et de bois secondaires; les cordons libéroligneux de la tige ont le liber périphérique et le bois central et, du moins dans les espèces à grosse tige, sont disséminés dans le parenchyme et fréquemment anastomosés en un réseau irrégulier; par là, les Gunnéras se rapprocheraient à la fois des Monocotylédones et des Fougères. Pourtant, le véritable caractère

(1) Reinke, *Untersuchungen über die Morphologie der Vegetationsorgane von Gunnera* (*Morphologische Abhandlungen*, p. 45, Leipzig, 1873).

distinctif de la structure de ces plantes a échappé à M. Reinke. Pour lui, les cordons libéroligneux de la tige ne sont, en effet, que de simples faisceaux libéroligneux fermés (*geschlossene fibrovasalstränge*), comme ceux des Monocotylédones. Plus tard, M. de Bary les a considérés de la même manière, en les rangeant dans sa catégorie des faisceaux concentriques à bois central (1).

Amenés, par nos recherches sur les Primevères et les Auricules, à reprendre l'étude anatomique de la tige des Gunnéras, nous n'avons pas tardé à nous convaincre que les cordons libéroligneux qui entrent dans sa constitution sont en réalité des stèles ordinairement dépourvues de moelle et que cette tige est polystélique au même titre que celle des Auricules ; elle diffère donc profondément de celle des Monocotylédones. Le nombre et la disposition des stèles dans la tige adulte y subissent d'ailleurs, suivant les espèces, des variations tout à fait analogues à celles qu'on a constatées plus haut dans les Auricules.

L'entre-nœud hypocotylé de la tige est traversé par une stèle axile sans moelle, continuant directement le cylindre central binaire de la racine terminale. Dans les espèces à tige très grêle, cette stèle axile se prolonge, sans se dilater ni se diviser, dans toute l'étendue de la tige et de ses ramifications, et la structure demeure indéfiniment monostélique, comme dans l'*Auricula reptans* (pl. XV, fig. 32) (*Gunnera cordifolia*, *G. monoica*, *G. prorepens*) ; déjà cependant, dans ces espèces, la stèle de la tige feuillée s'aplatit en lame et çà et là se divise par le milieu, tandis que celle des stolons demeure circulaire et sans trace de partition.

Le plus souvent, la stèle axile subit, au-dessus des cotylédons, d'abord une, puis deux et trois bipartitions et produit ainsi d'abord deux, puis trois et quatre stèles excentriques, disposées en un cercle unique dans l'écorce de la tige. Les choses peuvent rester ensuite indéfiniment à cet état et la tige adulte ne renfermer que trois ou quatre stèles, circulaires

(1) De Bary, *Vergleichende Anatomie*, p. 261 et p. 353, 1877.

ou plus ou moins aplaties en arcs, comme dans beaucoup d'Auricules à tige grêle, dans l'*Auricula yunnanensis*, par exemple (*Gunnera magellanica*, *G. integrifolia*, *G. lobata*); les stolons issus de la tige n'ont alors que deux stèles en arc (*Gunnera magellanica*, fig. 33) ou même une seule stèle circulaire axile (*G. lobata*, fig. 32) et font retour à la structure monostélique.

Dans les espèces à grosse tige, la bifurcation des stèles se poursuit beaucoup plus longtemps et la tige adulte renferme un grand nombre de stèles, disposées pourtant encore assez régulièrement en une zone circulaire autour de la région centrale de l'écorce, comme dans plusieurs Auricules, notamment dans l'*Auricula Delavayi* (*Gunnera macrophylla*, *G. perpensa*). Enfin dans les espèces à tige encore plus grosse, la bifurcation des stèles, commencée immédiatement au-dessus des cotylédons, se répète plus longtemps et plus fréquemment, de manière que dans la tige adulte elles sont très nombreuses et disséminées à peu près uniformément du centre à la périphérie dans toute l'épaisseur du parenchyme, comme dans bon nombre d'Auricules, par exemple dans l'*Auricula ursi* (*Gunnera chilensis*, *G. insignis*, *G. commutata*, *G. bracteata*, *G. petaloidea*, *G. manicata*). Dans tous les cas, les stèles sont anastomosées en réseau, mais c'est dans le dernier que ce réseau atteint le plus haut degré de complication et d'irrégularité. On n'a pas rencontré jusqu'ici dans les Gunnéras cette forme de réseau à mailles courtes et espacées, donnant sur la section transversale un anneau libéroligneux complet, qui caractérise certaines Auricules, comme l'*Auricula japonica*, par exemple; en un mot, on ne connaît pas de Gunnéras gamostèles.

Quels qu'en soient le nombre et la disposition, les stèles ont toujours la même structure (fig. 34). Sous l'endoderme, s'étend un péricycle formé d'une ou deux rangées de cellules à parois minces; puis viennent, au moins deux, ordinairement quatre à six groupes libériens à larges tubes criblés, séparés latéralement par du parenchyme ordinaire continuant le péricycle;

en dedans de chacun de ces groupes libériens, on trouve tout autant de paquets de vaisseaux spiralés, larges en dehors, étroits en dedans, entremêlés de parenchyme et qui constituent le bois des faisceaux libéroligneux qui composent la stèle. Ces bois confluent latéralement et ordinairement aussi au centre, sans laisser de moelle. Pourtant, dans les espèces à tige grêle, où les stèles, peu nombreuses, sont aussi relativement plus grosses, on peut voir le bois disposé en anneau autour d'une petite moelle scléreuse, comme on l'a remarqué chez bon nombre d'Auricules. Il en est ainsi, par exemple, dans les deux stèles arquées et rapprochées que contient le stolon du *Gunnera magellanica* (fig. 33) et dans l'unique stèle axile du stolon du *G. monoica*. M. Reinke a observé aussi dans ces plantes ce groupe central de cellules lignifiées, mais il l'a pris pour un paquet de fibres libériennes, analogues à celles du Tilleul, de la Mauve, etc. (*loc. cit.*, p. 104). Dans la stèle unique que renferme la tige du *Gunnera lobata* (fig. 32), c'est le parenchyme ligneux, formant un anneau vers la moitié de l'épaisseur du bois, qui se sclérifie; la petite moelle conserve ses parois minces; on y voit même deux paquets libériens, qui nous paraissent indiquer chez ces plantes la faculté de produire du liber interne (fig. 32). Ce liber interne manque, il est vrai, dans les *Haloragis*, mais il est bien développé dans la famille voisine des Œnothéracées.

Ainsi constituées, les stèles émettent les cordons libéroligneux qui vont aux feuilles. Mais ici se montre une différence profonde entre les Gunnéras et les Auricules. Dans les Auricules, le cordon foliaire, dès qu'il quitte la stèle génératrice, est un simple faisceau libéroligneux bilatéral (fig. 1, 4, 5, 10, 13, 30). Dans les Gunnéras, c'est une stèle, toute pareille à la stèle génératrice, dont elle est une branche. Quand elle reçoit plusieurs de ces cordons, ce qui est le cas ordinaire, à l'exception des cotylédons qui n'en prennent qu'un, la feuille des Gunnéras est donc polystélique comme la tige. Nous reviendrons plus tard sur ce point. Remarquons seulement que les stèles foliaires, alors qu'elles sont encore

renfermées dans la tige, dont elles occupent la région centrale dans le *G. chilensis*, se distinguent déjà nettement des stèles réticulées où s'attachent les racines, qui en occupent la périphérie, par leur endoderme beaucoup plus différencié, formé de grandes cellules allongées radialement et portant leurs petits plissements échelonnés vers le quart de la profondeur à partir du centre et aussi par leurs vaisseaux plus gros (fig. 35).

Une différence du même ordre se retrouve entre les Gunnéras et les Auricules, si l'on considère l'axe d'inflorescence. Dans les Auricules, le pédoncule floral fait retour, comme on sait, dès sa base, à la structure monostélique et par là diffère profondément de la tige feuillée. Dans les Gunnéras, au contraire, le pédoncule floral est polystélique comme la tige feuillée. Le nombre des stèles va diminuant à mesure qu'on s'élève dans l'axe de l'épi, et il se réduit quelquefois à l'unité dans la région supérieure (*G. magellanica*).

Les Gunnéras sont donc pénétrés par la polystélie bien plus profondément que les Auricules. Sous ce rapport, comme on le verra plus loin, ils ressemblent plus aux Fougères qu'aux Auricules.

Les racines latérales naissent dans la tige aux nœuds, à peu près de la même manière que chez les Auricules. Si la tige n'a qu'un seul cylindre central (*G. lobata*, etc.) ou ne contient que deux ou trois stèles (*G. magellanica*, etc.), la racine latérale tire son origine directement de la stèle axile ou de l'une des stèles excentriques. Elle s'y insère par le moyen d'un réseau radicifère; son cylindre central seul provient du péricycle de la stèle; son écorce et sa coiffe sont produites par l'écorce de la tige : en un mot, les choses se passent comme dans les Auricules. Il en est autrement quand la tige renferme un grand nombre de stèles disséminées. Dans le *Gunnera chilensis*, par exemple, c'est en face d'une maille du réseau stélique que la racine prend naissance, et elle insère ses faisceaux libériens et ligneux sur tout le pourtour de la maille. Une coupe tangentielle de la tige faite à travers le manchon libéroligneux qui établit le raccord montre celui-ci pourvu de deux endo-

dermes, l'un externe en continuité avec le bord externe de la maille, l'autre interne en continuité entre le bord interne de la maille; l'espace circonscrit par ce dernier est occupé par l'écorce de la tige. En s'avançant vers l'extérieur, on voit cesser cet endoderme interne au moment où l'on entre dans la racine proprement dite, dont le parenchyme central constitue désormais la moelle. Ce mode de formation, et surtout cette insertion simultanée de l'organe sur les deux stèles qui forment la maille du réseau, sont des caractères intéressants.

Par la polystélie de leur tige, les Gunnéras diffèrent de toutes les autres Haloragées, comme les Auricules de toutes les autres Primulacées. Pourtant on trouve parmi les Haloragées deux genres, les *Hippuris* et les *Myriophyllum*, qui, par leur cylindre central étroit et sans moelle, simulent la structure du *Gunnera monoica*, à peu près comme, parmi les Primulacées, les *Hottonia* simulaient la structure de l'*Auricula reptans;* mais, comme les *Hottonia*, ces deux genres ont subi une adaptation à la vie aquatique et la remarque faite plus haut à ce sujet à propos des Auricules garde ici toute sa valeur.

3. TIGE DES FOUGÈRES.

L'appareil conducteur de la tige des Fougères est constitué par des cordons libéroligneux diversement anastomosés en réseau, dont la forme, le nombre et la disposition, très variables suivant les genres et les espèces, sont aujourd'hui bien connus. Ces cordons sont universellement considérés comme de simples faisceaux libéroligneux, de même valeur que ceux des Monocotylédones, par exemple. On fait remarquer seulement que chacun d'eux est entouré d'un endoderme particulier et que le bois y est au centre, le liber à la périphérie. En un mot, on admet que la structure de la tige des Fougères est astélique avec faisceaux concentriques à bois central (1).

Conduits par l'étude des Auricules et des Gunnéras à re-

(1) Voy. notamment de Bary, *Vergleichende Anatomie*, p. 355, 1877.

prendre toute l'anatomie des Fougères, avec lesquelles ces plantes ont de si profondes ressemblances de structure, nous avons tiré de cette revision la preuve que ces cordons libéroligneux sont, en réalité, tout aussi bien que dans les Auricules et les Gunnéras, des stèles ordinairement sans moelle, quelquefois pourvues d'une petite moelle (*Schizæa*, etc.), anastomosées en réseau et dont la forme, le nombre et la disposition offrent, suivant les genres et les espèces, des variations correspondantes à celles qui ont été signalées dans les deux genres précédents. La tige des Fougères est donc essentiellement polystélique et non astélique.

Les premiers entre-nœuds de la tige issue de l'œuf sont toujours traversés par une stèle axile et sans moelle. Quelquefois cette stèle axile se continue indéfiniment, sans se dilater ni se diviser, dans toute la longueur de la tige et de ses branches, qui demeurent alors très grêles (*Hymenophyllum*, *Gleichenia*, *Lygodium*, *Schizæa*, etc.); la structure reste à l'état monostélique, comme dans l'*Auricula reptans* ou dans le *Gunnera monoica;* la stèle axile prend quelquefois une petite moelle (*Schizæa*, etc.). Mais le plus souvent, le cylindre central se divise, à partir d'un entre-nœud plus ou moins élevé, d'abord en deux, puis en trois, en quatre, etc., de manière à former un nombre plus ou moins grand de stèles excentriques, rangées en cercle autour de la région centrale de l'écorce.

Ordinairement les choses en restent là et la tige adulte renferme un seul cercle de stèles à section circulaire, ovale, étalée en arc, ou diversement repliée en fer à cheval, etc., toujours anastomosées en un réseau à mailles plus ou moins grandes (nombreuses Polypodiacées, certaines Cyathéacées, *Aneimia*, etc.). C'est l'état moyen, où s'arrêtent aussi, comme on sait, bon nombre d'Auricules et divers Gunnéras. Si les mailles du réseau sont petites et espacées, la section transversale montre les stèles fusionnées latéralement en un anneau libéroligneux, ouvert en un point si la section a traversé une maille, ou même complètement fermé (*Dennstædtia*, *Microlepia*, *Hypolepis*, *Pteris aurita*, *Polypodium Wallichii*, etc.). Cet anneau

est à deux faces : il a un endoderme, un péricycle et un liber vers l'intérieur, comme vers l'extérieur ; les deux zones ligneuses seules sont unies en une bande circulaire. La masse de parenchyme qu'entoure cet anneau n'est pas une moelle, mais simplement la région centrale de l'écorce emprisonnée. En un mot, il y a gamostélie et les choses se passent ici comme dans l'*Auricula japonica*. Quelquefois la tige émet des branches grêles ou stolons, dans lesquels ne pénètre qu'une seule stèle axile, qui y demeure indivise (*Nephrolepis*, etc.); de là un retour à la monostélie, comme celui qui a été constaté chez plusieurs Gunnéras (*G. magellanica*, *G. lobata*, etc.).

Ailleurs, la division des stèles se poursuit plus loin et la tige adulte en contient un plus grand nombre, rangées sur plusieurs cercles concentriques (divers *Pteris*, *Saccoloma*, *Ceratopteris*, etc.), ou même disséminées dans toute l'étendue de la section transversale. Dans ce dernier cas, un certain nombre d'entre elles, plus développées, forment un cercle, en dedans et en dehors duquel s'en trouvent d'autres plus petites (la plupart des *Alsophila* et *Cyathea*, etc.). En un mot, les choses s'y passent comme dans l'*Auricula ursi* ou dans le *Gunnera chilensis*.

Les Fougères sont donc, comme les Auricules et les Gunnéras, incapables de dilater l'étroite stèle axile de leur jeune tige, et cette incapacité, toutes les fois que la tige acquiert une certaine épaisseur et porte des feuilles d'une certaine grandeur, entraîne aussi la division progressive de la stèle primitive, c'est-à-dire la polystélie.

4. TIGE DES AUTRES CRYPTOGAMES VASCULAIRES.

La même incapacité se retrouve et conduit au même résultat chez les Hydroptérides. Celles de ces plantes dont la tige demeure grêle conservent dans toute leur étendue, sans dilatation, ni division, l'étroite stèle axile du jeune âge (*Salvinia*, *Azolla*, *Pilularia minuta*); les autres la divisent progressive-

ment et produisent des stèles excentriques, disposées en cercle autour de la région centrale de l'écorce et fréquemment anastomosées en réseau. Ce réseau a ses mailles assez petites et assez espacées pour que la section transversale présente un anneau libéroligneux bifacial, troué en un point, ou complet, entourant une fausse moelle (*Pilularia globulifera*, *Marsilia*). La polystélie se manifeste ici presque exclusivement sous sa forme gamostèle, c'est-à-dire telle qu'on la rencontre dans l'*Auricula japonica*. C'est l'explication très simple de la structure bien connue, mais jusqu'ici incomprise, de l'anneau libéroligneux de la tige des *Marsilia*.

La tige des Lycopodinées ne dilate pas non plus la stèle axile étroite de sa région inférieure et appartient essentiellement au type polystélique. Dans les *Isoetes*, la stèle axile ne se divise pas et la tige demeure monostélique, comme dans l'*Auricula reptans*. Dans les *Lycopodium*, *Psilotum* et *Tmesipteris*, la stèle subit une série de bifurcations dans des plans rectangulaires, mais chaque fois le parenchyme se divise aussitôt et la tige se dichotomise dans sa totalité ; il en résulte que chaque branche ne contient jamais qu'une stèle, tandis que la tige, considérée dans son ensemble, est polystélique. Beaucoup de Sélaginelles se comportent de la même manière (*Selaginella Martensii*, *S. pubescens*, *S. helvetica*, *S. spinulosa*, *S. denticulata*, etc.) ; mais chez d'autres, la première bifurcation de la stèle n'est pas suivie de la division du parenchyme, qui ne commence qu'à la seconde bifurcation ; chaque branche possède alors deux stèles (*Selaginella Kraussiana*, *S. Galeottii*, etc.), ou trois stèles, si l'une des deux premières s'est de nouveau dédoublée avant la première division du parenchyme (*S. inæqualifolia*, etc.). Chez d'autres encore, la stèle primitive se bifurque à trois ou quatre reprises avant la première division du parenchyme, de manière que chaque branche contient dix à douze stèles diversement disposées (*S. Lyallii*, etc.).

La polystélie est donc un phénomène aussi fréquent dans la tige des Cryptogames vasculaires qu'il est rare dans celle

des Phanérogames. Il n'y est pourtant pas général. Les Prêles par exemple et, parmi les Ophioglossées, les *Botrychium* et *Helminthostachys* ont leur tige monostélique, avec un cylindre central muni d'une large moelle et des faisceaux bilatéraux disposés en cercle (*Equisetum*) ou fusionnés en anneau (*Botrychium, Helminthostachys*) qui, dans les deux derniers genres, produisent du liber et du bois secondaires. D'autre part, la tige des Ophioglosses paraît se rattacher au type astélique.

II

POLYSTÉLIE DANS LA FEUILLE.

La feuille est toujours astélique dans son limbe, mais son pétiole est, suivant les plantes, astélique, monostélique ou polystélique. C'est ce dernier cas, le plus rare de tous, qu'il faut étudier de plus près.

Chez les Auricules, la polystélie est localisée, comme on sait, dans la tige feuillée ; le pédoncule floral y est monostélique, la feuille astélique dès la base. La feuille est astélique aussi dans les Hydroptérides et les Lycopodinées. Mais il en est tout autrement des Gunnéras et des Fougères ; dans son pétiole et souvent aussi dans les grosses nervures de son limbe, la feuille y est polystélique comme la tige.

Les stèles qui à chaque nœud s'échappent de la tige adulte des Gunnéras, comme on l'a dit plus haut, pour entrer dans le pétiole sont en nombre plus ou moins considérable dans les espèces à grosse tige (*Gunnera chilensis*, *G. perpensa*, etc.), au nombre de trois seulement, une médiane plus grande et deux latérales plus petites, dans les espèces à tige grêle (*G. magellanica*, etc.) ; dans ce dernier cas, elles se réduisent quelquefois à une seule et le pétiole est monostélique (*G. monoica*). Ces stèles foliaires (fig. 35) ont la même structure que dans la tige, où elles se distinguaient déjà,

comme on sait, des stèles périphériques servant d'insertion aux racines par leur endoderme à cellules plus grandes et par leurs vaisseaux plus larges. Quand elles ont une moelle scléreuse dans la tige, elles en ont une aussi dans le pétiole ; ainsi le pétiole du *G. magellanica* a une moelle scléreuse dans sa grosse stèle médiane, tandis que les deux petites stèles latérales sont dépourvues de moelle. En outre, le péricycle y est souvent sclérifié soit en totalité, soit par petits groupes isolés. Dans les grosses nervures, les stèles se continuent avec tous leurs caractères. C'est seulement dans les fines nervures, qu'à la suite de leurs ramifications répétées elles se réduisent à des faisceaux bilatéraux et que la structure devient astélique.

Les choses se passent de même chez les Fougères. Ici aussi le nombre des stèles qui partent du réseau de la tige pour entrer dans la feuille varie beaucoup d'une espèce à l'autre à l'état adulte, et dans la même espèce suivant l'âge de la plante et la grandeur de ses feuilles; il peut se réduire à l'unité, auquel cas le pétiole est monostélique (divers *Pteris*, *Asplenium*, etc.). Les stèles pétiolaires offrent d'ailleurs la même structure que celles de la tige. En se ramifiant dans le limbe, elles produisent les faisceaux bilatéraux qui en constituent les fines nervures et en rendent la structure astélique.

En résumé, dans les Gunnéras comme dans les Fougères, la polystélie de la tige envahit la feuille et s'y étend même assez loin. Il en résulte, entre les Fougères et les Gunnéras, une conformité de structure plus grande qu'entre les Fougères et les Auricules.

III

POLYSTÉLIE DANS LA RACINE.

Comme la tige, la racine est toujours monostélique à sa base et en général elle demeure telle dans toute son étendue.

Elle ne présente, en effet, normalement le phénomène de la polystélie que chez les Lycopodinées. Encore le fait y est-il masqué au premier abord, parce que chaque bifurcation du cylindre central est accompagnée d'une division de l'écorce et par conséquent d'une dichotomie du membre tout entier. Il en résulte que chaque branche ne possède jamais qu'une seule stèle axile et que, si on la prenait pour la racine tout entière, celle-ci serait monostélique; mais il n'est pas permis de prendre ainsi la partie pour le tout. La racine se compose en réalité du tronc par où elle s'attache à la tige et de l'ensemble des branches issues de ce tronc; à partir de la première bifurcation, elle est donc polystélique.

Accidentellement on peut rencontrer çà et là chez les Phanérogames des racines polystéliques, c'est-à-dire dans lesquelles, à partir d'un certain niveau, le cylindre central s'est partagé en deux, trois ou quatre stèles distinctes, cheminant côte à côte dans l'écorce commune. J'ai signalé autrefois des faits de ce genre dans la Fève, dans les racines aériennes de diverses Aroïdées, etc. Cette polystélie accidentelle se rencontre aussi d'ailleurs dans la tige.

Les tubercules des *Orchis*, *Ophrys*, etc., possèdent, comme on sait, un plus ou moins grand nombre de stèles distinctes dans une écorce commune, mais toutes ces stèles s'attachent indépendamment, quoique en des points très voisins, sur le rameau qui porte le tubercule; elles ne dérivent pas l'une de l'autre par voie de division. Ce tubercule est donc constitué par un faisceau de racines concrescentes et non par une racine polystélique. C'est un des exemples qui montrent le mieux combien il est nécessaire de dégager la polystélie vraie des illusions produites par la concrescence.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Planche XIII.

Fig. 1. Section transversale de la tige de l'*Auricula reptans*, montrant la stèle axile unique et le départ des faisceaux bilatéraux foliaires. — *a*, faisceau bilatéral s'échappant dans une feuille ; *b*, départ du faisceau de la feuille suivante.

Fig. 2. Section transversale, plus fortement grossie, de la stèle axile de l'*Auricula reptans*. — *ec*, zone interne de l'écorce ; *e*, endoderme ; *p*, péricycle ; *l*, liber ; *v*, vaisseaux du bois, formant deux groupes, séparés latéralement par deux rayons, en dedans par une très petite moelle.

Fig. 3. Section transversale de la tige de l'*Auricula yunnanensis* dans sa région inférieure. La stèle axile du jeune âge s'est bifurquée en deux stèles excentriques.

Fig. 4. Section transversale de la tige de la même plante dans sa région supérieure. Un nouveau dédoublement a porté le nombre des stèles à trois ; l'une *a* est ovale, les deux autres étalées en arc ; de ces dernières, l'une *b* donne insertion à une racine latérale, l'autre *c* se dispose à émettre un faisceau foliaire. — *d*, faisceau bilatéral se rendant à une feuille et ayant amené, par son départ, la séparation des stèles *a* et *c* ; *r*, racine latérale sortant de la tige.

Fig. 5. Section transversale de la tige de l'*Auricula glutinosa*, montrant trois stèles dont une plus grande, ayant chacune une petite moelle, et trois faisceaux bilatéraux alternes s'échappant dans les feuilles.

Fig. 6. Section transversale de la tige de l'*Auricula pubescens*, montrant cinq stèles en cercle, pourvues d'une petite moelle scléreuse ; l'une d'elles porte une racine latérale *r* ; une autre vient de se diviser en deux *a*, *a*, après le départ d'un faisceau foliaire. — *s*, petits groupes de cellules scléreuses ; *p*, un groupe scléreux plus volumineux séquestré par une couche de liège.

Fig. 7. Section transversale de la tige de l'*Auricula algida*, montrant cinq stèles sans moelle, rangées en cercle et portant chacune une racine latérale *r*, attachée par un petit réseau radicifère *r'*. L'une de ces stèles est complètement libre et offre de chaque côté dans l'écorce un faisceau foliaire détaché *a*, *a* ; les autres sont unies en arc, mais s'apprêtent à se séparer par l'émission des faisceaux foliaires *b*, *b*.

Fig. 8. Section transversale de la tige de l'*Auricula Flœrkeana*, montrant cinq stèles à petite moelle scléreuse, disposées en cercle et unies bord à bord en deux arcs ; de l'arc de droite part un faisceau foliaire, au-dessus duquel les deux stèles de cet arc se sépareront.

Fig. 9. Section transversale de la tige de l'*Auricula Parryi*, montrant douze

ou treize petites stèles circulaires sans moelle, fusionnées en cinq arcs; deux de ces arcs portent des racines latérales *r*, *r*, attachées par un réseau radicifère; deux autres émettent des faisceaux foliaires.

Fig. 10. Section transversale de la tige de l'*Auricula Clusiana*, montrant huit stèles libres, sans moelle, disposées en cercle, dont trois plus grosses un peu étalées en arc. — *a*, *a*, faisceaux bilatéraux allant aux feuilles.

Fig. 11. Section transversale de la tige de l'*Auricula Maximowiczii*, montrant quatre grosses stèles à moelle parenchymateuse, aplaties en lames et disposées en cercle. Celle de droite porte, dans le péricycle de sa face externe, un réseau radicifère *r* très développé.

Fig. 12. Section transversale de la tige de l'*Auricula Delavayi;* on y compte une vingtaine de petites stèles sans moelle, disposées en un cercle unique; plusieurs sont fusionnées latéralement en un arc qui porte une racine latérale attachée par un réseau radicifère *r*, et émet un faisceau foliaire médian *f*.

Fig. 13. Section transversale de la tige de l'*Auricula carniolica*, montrant une vingtaine de petites stèles sans moelle, à contour circulaire, disposées en un cercle unique, çà et là fusionnées en deux ou trois petits arcs d'où partent les faisceaux foliaires médians. — *f*, départ d'une feuille avec ses trois faisceaux.

Fig. 14. Section transversale de la tige de l'*Auricula spectabilis;* les stèles principales y forment, au nombre de treize environ, un cercle dans lequel elles sont çà et là fusionnées en arcs plus ou moins étendus; en outre, il y a des stèles plus petites à l'intérieur de ce cercle et d'autres en dehors de lui. Les stèles du cercle principal donnent les faisceaux foliaires médians; mais les stèles internes et externes envoient aussi des faisceaux aux feuilles. Toutes ces stèles ont une moelle scléreuse d'autant plus large qu'elles sont plus grosses.

Fig. 15. Section transversale de la tige de l'*Auricula longiflora*, montrant trois stèles en forme de lames arquées, disposées en un cercle unique; trois racines *r* vont sortir de la tige en alternance avec ces stèles.

Fig. 16. Section transversale d'une tige jeune d'*Auricula minutissima;* une seule stèle axile. — *r*, racine en voie de départ.

Fig. 17. Section transversale de la même tige, un peu plus haut; deux stèles.

Fig. 18. Section transversale de la même, plus haut encore; trois stèles, dont deux très aplaties en arcs, produisant des racines *r* et émettant des faisceaux foliaires.

Planche XIV.

Fig. 19. Section transversale d'une jeune tige d'*Auricula ursi*, dans le troisième entre-nœud au-dessus des cotylédons. La stèle axile est encore indivise; elle se compose de quatre faisceaux libéroligneux très rapprochés, mais non tout à fait confluents.

Fig. 20. Un peu plus haut, la stèle s'est divisée en deux en s'aplatissant et s'étranglant au milieu.

Fig. 21. Plus haut encore, la plus grosse des deux stèles précédentes s'est bifurquée à son tour, et il y en a trois; en bas, racine en voie de sortie.

Fig. 22. Section transversale d'une tige adulte d'*Auricula ursi*, moins grossie que les trois précédentes. Les stèles, petites et sans moelle, à contour circulaire, y sont nombreuses et disséminées; de plusieurs d'entre elles se détachent des faisceaux libéroligneux bilatéraux qui vont aux feuilles.

Fig. 23. Section transversale fortement grossie de l'une de ces stèles. — *éc*, avant-dernière assise de l'écorce; *e*, endoderme; *p*, péricycle; *l*, faisceaux libériens au nombre de cinq; *v*, vaisseaux du bois entremêlés de parenchyme ligneux et formant cinq groupes en dedans des faisceaux libériens. Ces cinq faisceaux ligneux confluent en étoile au centre, sans laisser de moelle.

Fig. 24. Section transversale d'une petite stèle en voie de bifurcation. Chaque moitié n'a que trois faisceaux libériens et autant de faisceaux ligneux superposés.

Fig. 25. Section transversale d'une stèle à cinq faisceaux, passant par le départ d'un faisceau foliaire. — *e'*, endoderme du faisceau en continuité avec l'endoderme *e* de la stèle; *p'*, péricycle du faisceau en continuité avec le péricycle *p* de la stèle. Après ce départ, la stèle reste composée de quatre faisceaux libéroligneux. A droite, l'endoderme et le péricycle se cloisonnent à la fois en dehors du faisceau libérien : c'est le premier début de la formation d'une racine latérale.

Fig. 26. Portion de la section transversale d'une stèle passant par l'insertion d'une jeune racine latérale *r*. On voit que le péricycle *p* de la stèle s'est cloisonné pour former le corps de la racine, et que l'endoderme *e* de la stèle, par ses cloisonnements dont on suit la série de haut en bas du côté gauche de la figure, donne une couche de tissu transitoire, dont le bord persistant se soude en *e'c'* avec l'écorce *r* de la racine; *e'*, raccord de l'endoderme de la racine avec celui de la stèle.

Fig. 27. Section transversale grossie de l'une des cinq stèles de la tige de l'*Auricula glutinosa;* elle est composée de cinq faisceaux libéroligneux, séparés par des rayons et laissant entre eux, au centre, une petite moelle formée de cellules étroites et longues, en majeure partie scléreuses.

Planche XV.

Fig. 28. Section transversale de la tige de l'*Auricula Davidi;* une seule stèle est libre en bas, à droite; les autres sont concrescentes en deux arcs qui produisent l'un et l'autre une racine latérale *r*; une troisième racine, en haut, à gauche, traverse l'écorce externe pour sortir; en haut et en bas, départ de deux gros faisceaux foliaires. Toutes les stèles ont une moelle scléreuse; dans les arcs, cette moelle prend la forme d'une bande divisant en deux l'épaisseur de l'arc. Les racines ont aussi une moelle scléreuse, et

chaque faisceau foliaire emporte dans sa concavité un groupe scléreux détaché de la moelle.

Fig. 29. Section transversale de la tige de l'*Auricula japonica;* toutes les stèles, ici dépourvues de moelle, confluent en un anneau ouvert seulement en haut, où vient de s'échapper un faisceau foliaire trifurqué. Deux autres faisceaux foliaires, en bas, à droite et à gauche, grandissent dans l'anneau pour s'échapper plus haut, et faire dans l'anneau une nouvelle ouverture quand celle d'en haut se sera refermée. Trois racines en voie de sortie sont incluses dans l'écorce. On voit le réseau radicifère s'étendre sur les trois arcs correspondants de l'anneau.

Fig. 30. Section transversale de la tige de l'*Auricula prolifera.* Même fusion de toutes les stèles sans moelle en un anneau ouvert en un seul point, anneau revêtu dans la majeure partie par le réseau radicifère péricyclique. Dans l'écorce externe, on voit deux faisceaux foliaires en voie de départ et deux racines incluses.

Fig. 31. Section transversale, fortement grossie, d'une portion de l'anneau libéroligneux gamostèle de l'*Auricula japonica.* De haut en bas, on rencontre : la zone interne de l'écorce, à cellules disposées en séries radiales et concentriques avec méats quadrangulaires ; l'endoderme ; le péricycle avec son réseau radicifère composé de faisceaux libéroligneux, les uns verticaux, les autres obliques ou horizontaux ; les faisceaux libéroligneux directs du bord externe des stèles fusionnées ; les faisceaux libéroligneux inverses du bord interne des stèles fusionnées ; le péricycle interne réduit à une seule assise ; l'endoderme interne ; enfin la zone externe de l'écorce interne, dont les cellules sont habituellement disposées en séries radiales et en cercles concentriques plus régulièrement que ne l'indique la figure.

Fig. 32. Section transversale de la tige du *Gunnera lobata;* l'unique stèle axile renferme dans sa petite moelle à parois minces deux groupes libériens.

Fig. 33. Section transversale d'un stolon du *Gunnera magellanica,* renfermant deux stèles à moelle scléreuse.

Fig. 34. Section transversale, fortement grossie, de l'une des stèles périphériques anastomosées en réseau de la tige du *Gunnera chilensis.* — *e*, endoderme dont les cellules sont petites et à plissements peu marqués ; *p*, péricycle ; *l*, liber, dont il y a six groupes ; *v*, vaisseaux entremêlés de parenchyme ligneux.

Fig. 35. Section transversale, fortement grossie, d'une des stèles internes de la tige de la même plante. — *e*, endoderme à cellules très grosses, munies de plissements très rapprochés du péricycle ; *p*, péricycle ; *l*, liber, dont il y a six faisceaux ; *v*, vaisseaux du bois, entremêlés de parenchyme ligneux et confluant au centre sans laisser de moelle bien distincte.

REVISION

DES

NOSTOCACÉES HÉTÉROCYSTÉES

CONTENUES

DANS LES PRINCIPAUX HERBIERS DE FRANCE

Par MM. Ed. BORNET et Ch. FLAHAULT

On s'accorde généralement à distinguer, dans l'ordre des Algues Schizophycées, deux sous-ordres : celui des Bactériacées, qui comprend des plantes très simples, à cellules ordinairement incolores, produisant des spores endogènes, et celui des Phycochromacées, dont les cellules sont toujours colorées et chez lesquelles on n'a pas encore rencontré de véritables spores, mais seulement des kystes (1), c'est-à-dire des cellules ordinaires plus ou moins modifiées dans leur enveloppe et leur contenu, mais qui n'en diffèrent aucunement par la manière dont elles se forment. Avec Thuret (2), nous divisons les Phycochromacées, d'après leur mode de multiplication le plus ordinaire, en Nostocacées coccogonées (Chamæsiphoniées, Chroococcacées), et en Nostocacées hormogonées. Ces dernières répondent exactement aux *Nematogenæ* de Rabenhorst (3), lorsqu'on en a retiré le genre *Chamæsiphon*.

Quelques auteurs regardent les divisions établies parmi les Phycochromacées comme purement artificielles. D'après des

(1) Voy. Van Tieghem, *Traité de Botanique*, p. 1105.

(2) *Essai de classification des Nostochinées* (*Ann. des sc. nat.*, Bot., 6e série, t. I, p. 377).

(3) *Flora europæa Algarum*, II, p. 1, 1865.

observations dont nous ne pouvons donner le détail ici, qu'il nous a été impossible de répéter et qui, en tout cas, sont loin d'être assez complètes pour qu'on en accepte les conclusions sans les plus expresses réserves, les Algues se présenteraient sous les formes les plus diverses suivant les conditions où elles se développent. Les *Glœocapsa*, *Nostoc*, *Lyngbya*, *Calothrix*, *Scytonema*, *Stigonema*, seraient de simples états que revêtent successivement les mêmes types spécifiques; les *Porphyridium* et l'*Euglena viridis* seraient en relation génétique avec les Oscillaires, etc. (1). Cette théorie du polymorphisme n'est pas nouvelle; aujourd'hui, comme autrefois, elle soulève diverses objections dont les principales ont été si excellemment formulées par M. de Bary (2), que nous ne pouvons mieux faire que de les reproduire : « Quelques observateurs ont cru trouver des formes de passage dans une série de Nostocacées, en faisant rentrer certaines Chroococcacées (*Chroococcus*, *Glœocapsa*) dans le cycle d'évolution de ces plantes. Les *Chroococcus* se développent en jeunes filaments de *Nostoc;* les *Glœocapsa* deviendraient des *Sirosiphon*, etc. Il existe entre les cellules des Chroococcacées et celles des Nostocacées une ressemblance incontestable, qui donne, à première vue, quelque vraisemblance à cette manière de voir; car la seule différence caractéristique entre les deux groupes consiste dans ce fait que les cellules des Chroococcacées ne s'unissent pas en filaments, et que la division de leurs cellules est fréquemment soumise à d'autres lois; mais cette ressemblance même, qui peut facilement devenir une source d'erreurs et de confusions, ne permet pas d'accepter l'opinion nouvelle sans une grande hésitation; on ne pourra, en tout cas, la considérer comme démontrée que lorsqu'elle sera fondée sur l'observation certaine de toutes les formes transitoires par lesquelles les Chroococcacées, nettement caractérisées

(1) Zopf, *Morphologie der Spaltpflanzen*, Leipzig, 1882; — Hansgirg, *Ueber den Polymorphismus der Algen* (*Botanisches Centralblatt*, 1885, vol. XXII et XXIII).

(2) *Beitrag zur Kenntniss der Nostocaceen*, etc. (*Flora*, 1863, p. 2).

comme telles, se transformeraient en Nostocacées et réciproquement. On n'a, jusqu'à présent, résolu ce problème en aucune façon. On s'est uniquement borné à considérer comme appartenant au même cycle de développement un certain nombre de formes qui vivent fréquemment au voisinage les unes des autres, sans avoir pour cela d'autre raison que leur ressemblance. »

Les Nostocacées hormogonées comprennent deux groupes faciles à distinguer lorsqu'on examine des plantes complètement développées. Dans le premier, toutes les cellules sont de même valeur et susceptibles de se diviser indéfiniment; dans le second, certaines cellules se différencient en poil ou en hétérocyste et deviennent incapables de développement ultérieur. Nous appellerons Nostocacées homocystées, c'est-à-dire Nostocacées à cellules uniformes, les Algues du premier groupe, et celles du second Nostocacées hétérocystées ou Nostocacées à cellules dissemblables.

Ce sont les Algues de ce dernier groupe dont nous nous occupons dans ce travail. Nous avons cherché à les distribuer méthodiquement, en mettant à profit les observations dont elles ont été l'objet dans ces dernières années. A cet effet, nous avons examiné, soit vivantes, soit desséchées, toutes les formes que nous avons pu nous procurer. Les herbiers de Brébisson, Chauvin, Grunow, Lenormand, Thuret, les collections du Muséum nous ont fourni d'abondants matériaux, et surtout un grand nombre d'échantillons authentiques qui nous ont montré qu'une foule d'espèces décrites dans les livres sont de simples synonymes. Après avoir supprimé ces doubles emplois et fait passer dans les *incertæ sedis*, en raison de l'incertitude de leur détermination générique, les espèces dont nous n'avons pas vu d'échantillons, il ne reste qu'un chiffre d'espèces assez faible, relativement à la quantité considérable de celles qui sont énumérées dans les ouvrages sur les Algues. Il se peut que l'étude, sur le vivant, du cycle entier de la vie de plusieurs d'entre elles conduise à les diviser plus tard; mais dans l'état actuel, les caractères morphologiques observables

sur les matériaux d'herbier, les seuls qui rendent possible la comparaison des espèces décrites dans les divers temps et dans tous les pays, ne nous ont pas permis de pousser la division plus loin.

Comme introduction à notre travail, nous croyons utile de résumer les particularités les plus importantes de l'histoire des Phycochromacées, au point de vue des caractères qu'elles fournissent à la distribution des genres et des espèces.

CELLULES

Dans toute la famille des Nostocacées, les cellules végétatives, considérées indépendamment de leur enveloppe et de leur agencement, ont une apparence et une structure très uniformes. Elles consistent en une masse protoplasmique (*cytioplasma* Rabenhorst) uniformément colorée, dans laquelle sont plongés des granules de nature protéique qui se teignent plus vivement que le reste de la masse par les réactifs colorants du protoplasma (1). Nous n'avons rencontré de noyau distinct dans aucune espèce de ce groupe (2). Lorsque la cellule vieillit, surtout si en même temps elle augmente notablement de volume, le protoplasma se creuse souvent de vacuoles;

(1) Voy. Schmitz, *Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft für Natur und Heilkunde zu Bonn*, 13 Juli 1880, p. 40 et 41; — *Die Chromatophoren der Algen*, 1882, p. 9.

MM. Zopf (*Zur Morphologie der Spaltalgen*, Leipzig, 1883), Tangl (*Zur Morphologie der Cyanophyceæ*, Wien, 1883), Lagerheim (*Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, 1884, p. 302) ont signalé des exceptions à cette règle; mais il est plus que douteux que le *Phragmonema* décrit par M. Zopf soit une Chroococcacée (voy. Schmitz, *Die Chromatophoren der Algen*, p. 9 et 173), et l'on a contesté (Gomont, *Bulletin de la Société botanique de France*, t. XXXI, p. 244) que les corps observés par M. Tangl, dans son *Plaxonema oscillans*, soient des chromatophores.

(2) M. N. Ville (*Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, 1883, p. 243) a cru voir des noyaux dans le *Tolypothrix lanata*, où il nous a été impossible de les apercevoir. D'après M. Hansgirg (*Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, 1885, p. 14), le *Chroodactylon Wolleanum* présenterait à la fois un noyau et des chromatophores. Il n'est toutefois pas bien certain que ce nouveau genre appartienne réellement aux Phycochromacées.

il peut même finir par ne plus former qu'une mince couche pariétale.

A l'état d'activité, le protoplasma est appliqué contre les parois de la gaine; par la dessiccation prolongée, il se contracte souvent de manière à changer beaucoup l'apparence des filaments. L'ammoniaque, la potasse caustique, et, dans d'autres cas, l'acide sulfurique sont quelquefois utiles pour rendre au trichome son volume primitif.

La couleur du protoplasma diffère, dans une même plante, suivant l'âge, la coloration de la gaine, l'exposition à la lumière. Il est ordinairement d'un vert plus vif dans les filaments jeunes dont la gaine est incolore. En vieillissant, il peut devenir vert-olive et même tout à fait jaune. La couleur de chlorophylle qu'on rencontre chez certains échantillons d'herbier est le résultat d'un commencement de décomposition subie par la plante. Il n'est pas rare de voir les cellules terminales des trichomes teintées en rose (*Stigonema*, *Scytonema*, *Tolypothrix*, etc.).

La forme et les proportions des cellules varient peu dans la tribu des Nostocées, où toutes les parties du thalle semblent avoir la même valeur; elles présentent des différences notables dans les filaments des Scytonémées, et atteignent leur plus haut degré de différenciation chez les Rivulariées. Au sommet des filaments, les cellules sont généralement plus courtes qu'à la base, où prévaut la forme cylindrique allongée. Les cellules jeunes sont souvent remplies de granules qui les rendent plus ou moins opaques; les plus âgées sont plus homogènes et moins riches en contenu solide.

FILAMENTS ET TRICHOME

L'ensemble des cellules ou masses protoplasmiques constitue le trichome (*trichoma*) (1). Nous nommons filament (*filum*) le trichome et son enveloppe.

(1) D'une manière générale, M. Kützing a employé le mot trichome pour

L'allongement du trichome se fait par la division transversale de toutes les cellules (Nostocées) ou d'un groupe de cellules occupant une place déterminée (Rivulariées); dans la seule tribu des Sirosiphoniées, les cellules se divisent, en outre, dans le sens de la longueur du filament. La division se produit ordinairement lorsque la cellule a atteint sa plus grande longueur ; mais, lorsque la multiplication est active, les redivisions ultérieures se succèdent avant que les segments aient atteint leur maximum de longueur; alors les cellules sont courtes et les cloisons rapprochées.

GAINE

Le tégument (*cytioderma* Rabenhorst) dont s'entoure le protoplasma présente des caractères variés qui sont d'un fréquent usage pour la caractéristique des genres et des espèces. Il peut être mucilagineux, gélatineux ou membraneux, mince ou épais, homogène ou lamelleux, incolore ou coloré, etc. Ce tégument enveloppe rarement la masse protoplasmique tout entière (hétérocystes, spores, cellules inférieures des vieux filaments). Parfois il l'entoure presque complètement, ne laissant qu'une ouverture étroite située entre les faces contiguës des cellules (1); le plus souvent, il n'en revêt que les parois latérales, de sorte que l'ensemble des téguments superposés constitue un tube ou gaine (*vagina*) dans laquelle est contenu le trichome. Nous appellerons gaines continues (*vaginæ continuæ*) les gaines dont la cavité est uniformément tubuleuse, et gaines cloisonnées (*vaginæ septatæ*) celles dont les cellules

désigner les thalles formés de cellules placées bout à bout (*Phycologia generalis*, 1843, p. 83), comme on en voit chez les *Oscillaria*, les *Conferva*, les *Callithamnion;* dans cette acception, il est synonyme de *filum* ou *filamentum* (*loc. cit.*, p. 116). Dans le groupe d'Algues qui nous occupe, ce terme s'applique plus particulièrement à la partie active et vivante du thalle, ainsi que le montrent les expressions de *trichomata vaginata* (*loc. cit.*, p. 183, 190, etc.) et de *trichomata evaginata* (*Species Algarum*, p. 286).

(1) Voy. N. Wille, *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, 1883, p. 247.

sont séparées par des lames transversales plus ou moins complètes (1). Les deux sortes de dispositions peuvent se rencontrer dans la même plante (*Hapalosiphon*) et dans des proportions relatives qui varient selon les genres et les espèces.

Les gaines à parois épaisses montrent souvent un système de stries longitudinales parallèles (gaines lamelleuses, *vaginæ lamellosæ*), souvent croisées par des lignes ou des plissements transversaux. Cette structure résulte de l'extensibilité très grande du tégument de la cellule, jointe à l'aptitude inégale à la gélification que présentent les diverses couches de ce tégument. Formés successivement à l'intérieur les uns des autres, à mesure que le trichome s'allonge par la division de sa cellule terminale, les téguments sont étirés vers le haut, jusqu'au moment où, leur résistance à la traction étant dépassée, ils se rompent successivement dans l'ordre de leur formation (2). Des lignes transversales, tantôt régulièrement espacées, tantôt rapprochées sur un court espace et à des intervalles irréguliers, ce qui paraît correspondre à des périodes de végétation uniforme ou intermittente, indiquent le point de rupture.

La limite latérale des téguments de divers âges est rendue visible par la densité plus grande de leur couche périphé-

(1) Dans les gaines continues, les cellules sont accolées par toute ou presque toute leur face transversale (*Tolypothrix*, *Scytonema*). On peut les faire sortir en longues files, soit par la pression, soit à l'aide de réactifs appropriés. Lorsqu'on en détermine la contraction, elles se resserrent en une corde cylindrique. Dans les gaines cloisonnées (*Stigonema*), les cellules se contractent en sphères indépendantes, lorsque les cloisons sont complètes ; lorsque celles-ci sont ouvertes, les cellules restent liées par un prolongement étroit et l'ensemble forme au milieu du filament une colonne toruleuse, une chaîne alternativement renflée et rétrécie. Cette structure est surtout très belle dans les grosses espèces de *Stigonema* (*S. mamillosum*) lorsqu'on les prépare dans la glycérine après les avoir traitées par la potasse bouillante.

(2) Hofmeister, *Handbuch der physiologischen Botanik*, vol. I, pars 1, p. 220, 1867. — Nægeli et Schwendener, *Das Mikroskop*, 2e édit., p. 547, Leipzig, 1877. — Schmitz, *Abdruck aus den Sitzungsberichten der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn*, 6 Dec. 1880, p. 9. — Strasburger, *Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute*, Iéna, 1882, p. 190.

rique. Chaque tégument se dessine par une ligne longitudinale lorsqu'on voit la gaine de côté, par une ligne circulaire lorsqu'on l'examine par l'extrémité.

Les gaines sont d'abord parfaitement incolores et transparentes et peuvent demeurer en cet état pendant toute leur vie; mais, le plus ordinairement, elles sont imprégnées d'une matière colorante, considérée par M. Nægeli comme une espèce particulière, la *scytonémine* (1), qui varie du jaune le plus pâle au brun foncé. La coloration se produit surtout dans les parties exposées à une vive lumière. Tantôt la coloration occupe toute la longueur du filament, tantôt elle est limitée à sa partie inférieure, parfois elle est disposée par bandes horizontales, ainsi qu'on le voit dans beaucoup de *Scytonema*, de *Calothrix*, de Rivulaires à thalle zoné. La couche périphérique dense du tégument est plus fortement teintée que la partie interne. Dans un même filament, les diverses couches de la gaine sont très inégalement teintées, parfois les couches internes sont seules colorées, les couches externes étant tout à fait incolores (*Scytonema Leprieurii*, etc.).

Dans aucune espèce de ce groupe nous n'avons observé de gaines bleues ni de gaines rouges, comme il s'en trouve dans les Phycochromacées filamenteuses dépourvues d'hétérocystes (*Microcoleus*) et parmi les Chroococcacées (2).

Dans beaucoup de cas, la couche interne du tégument reste mince et uniforme, alors les stries longitudinales sont presque parallèles; mais il arrive fréquemment que la couche interne est susceptible de se gonfler et de s'étendre presque indéfiniment en absorbant de l'eau. En général, le gonflement est surtout marqué vers le haut du tégument, à la limite ou un peu au-dessous de la déchirure. Il en résulte que le tégument s'évase en un entonnoir dont l'ouverture grandit de plus en plus. L'évasement peut même aller jusqu'au point où les stries

(1) Nægeli et Schwendener, *Das Mikroskop*, 2e édit., p. 505.

(2) Il n'est peut-être pas inutile de faire remarquer que ni M. Zopf ni M. Hansgirg ne tiennent compte de la fixité de la couleur des gaines, lorsqu'ils rattachent les unes aux autres des formes diversement colorées.

deviennent presque transversales. Le gonflement de la couche interne du tégument varie beaucoup, non seulement d'un individu à l'autre, mais encore dans les divers points d'un même filament, à diverses hauteurs d'un même tégument.

Ces combinaisons, variables à l'infini, donnent naissance à des filaments ondulés, toruleux, et à des gaines en entonnoir empilées les unes dans les autres (*vaginæ ocreatæ*) qui présentent souvent la forme de vases ou de coupes dont les contours sont d'une extrême élégance.

HÉTÉROCYSTES

Les cellules particulières auxquelles M. Allman a donné le nom d'hétérocystes (*heterocystæ*) se rencontrent dans toutes les Hétérocystées, à l'exception d'un petit nombre de Rivulariacées. Elles sont situées à la base des filaments ou intercalées dans la longueur du trichome. Elles se distinguent par leur couleur d'un vert clair ou d'un jaune vif, par leur contenu pauvre en matières solides, par leur paroi épaisse, fortement réfringente, qui adhère à la gaine et qui se colore ordinairement en violet par le chloroiodure de zinc. A son point d'attache avec les cellules contiguës, la paroi présente souvent un bouton cellulosique qui augmente de volume avec l'âge et finit quelquefois par former une assez forte saillie. En général, on reconnaît sans peine les hétérocystes sur le vivant; sur les échantillons desséchés, on éprouve quelquefois un peu plus de difficulté, mais la structure anatomique, la coloration par le chloroiodure de zinc, la distension du trichome accompagnée de la décoloration de la gaine que produit l'acide sulfurique, l'ammoniaque dans quelques cas (*Limnochlide*, *Anabæna*, etc.), les réactifs colorants dans quelques autres, permettent toujours de les distinguer avec précision. Certaines cellules arrondies, plus ou moins isolées, ayant du reste l'apparence et la structure des cellules ordinaires du trichome, qu'on observe çà et là chez les Lyngbyées, ne présentant pas les caractères énumérés tout à l'heure, ne doivent pas être

considérées comme des hétérocystes. Les cellules affaissées en forme de ménisques biconcaves qu'on observe fréquemment entre les rameaux géminés des *Scytonema*, ne sont pas non plus des hétérocystes.

Les hétérocystes sont tantôt plus grands, tantôt moins grands que les cellules végétatives. Leur longueur varie suivant la période de développement de la cellule qui les a formés. Ils peuvent être solitaires ou en série. Leur nombre varie beaucoup d'un filament à l'autre dans la même espèce. Parfois ils sont assez rares pour qu'on ne les aperçoive pas si l'on n'examine pas très attentivement le filament dans toute sa longueur. La classification que nous suivons étant en grande partie fondée sur la présence ou l'absence des hétérocystes, il est nécessaire de les chercher avec grand soin, quand on a appris à les bien connaître.

Les hétérocystes se forment de très bonne heure. Ils se développent aux dépens des cellules terminales chez les *Nostoc*, *Nodularia*, *Michrochæte*, les Rivulariées; ils sont intercalaires chez les *Tolypothrix*, les *Scytonema*, les *Stigonema*, etc.

RAMIFICATION

Les filaments sont simples ou rameux. La ramification appartient à deux types différents. Dans les Sirosiphoniacées, dont les cellules se divisent transversalement et longitudinalement, le rameau résulte du développement d'une des cellules collatérales; c'est une vraie ramification. Partout ailleurs le rameau n'est qu'une portion du trichome qui se fait jour à travers la gaine, et la continuité de l'ensemble n'a lieu que par cette même gaine. On a donné à ce type le nom de fausse ramification (*fila pseudo-ramosa*).

Nous avons dit que les hétérocystes sont adhérents à la gaine; il en résulte que l'accroissement intercalaire des segments du trichome compris entre deux hétérocystes ne peut se faire librement. Si la gaine est résistante, comme on le voit

à la base des vieux filaments, et si la pression exercée sur elle par le trichome ne parvient pas à la rompre, celui-ci se replie en zigzag ou se contourne en spirale ; il s'échappe latéralement lorsqu'il détermine la rupture de la graine, et présente une disposition différente suivant le point où l'ouverture s'est produite.

Dans beaucoup d'Hétérocystées, l'accroissement du segment étant localisé à sa partie supérieure, la pression s'exerce plus particulièrement sur l'hétérocyste le plus élevé, la gaine s'ouvre au-dessous de cet hétérocyste (1) et le trichome s'allonge au dehors. Tantôt alors il s'infléchit latéralement avant de reprendre la direction verticale (*Tolypothrix*), tantôt il déjette de côté l'hétérocyste avec la portion de filament superposée, et continue la direction du filament primitif (*Rivularia*). Chez les *Scytonema* et parfois dans d'autres genres (*Tolypothrix*, *Calothrix*), le segment s'accroît surtout à sa partie moyenne. On voit alors se former un repli qui refoule latéralement la gaine. Une ouverture s'y fait, qui livre passage au trichome. Celui-ci sort de trois manières différentes ; ou bien le pli grandit sous forme de boucle close (*Scytonema incrustans*), ou bien il se rompt au sommet en deux branches, dont une seule ou toutes les deux s'engagent dans l'ouverture. Ces divers modes de fausse ramification peuvent se rencontrer sur le même filament, quoique l'un ou l'autre soit de beaucoup plus fréquent dans certains genres. Les rameaux résultent parfois du développement d'hormogonies qui ne sont pas sorties de la gaine ou qui se sont fixées sur les filaments. Dans ce cas, les rameaux ne présentent pas de régularité et sont ordinairement fasciculés.

(1) Nous ne saurions décider si la rupture est due à la seule action mécanique ou s'il s'y ajoute une action dissolvante exercée par la cellule terminale du segment. Cette seconde alternative semble la plus vraisemblable.

HORMOGONIES

Le mode de multiplication le plus répandu, et le seul qui ait été observé jusqu'à présent dans tous les genres, est la fragmentation du trichome en tronçons mobiles qui ont reçu le nom d'hormogonies. Dans les Nostocacées inférieures, telles que les *Nostoc* et les *Anabæna*, les hormogonies se distinguent à peine du trichome; au contraire, dans les genres plus élevés, les hormogonies constituent un organe bien différencié qui se forme dans des ramules spéciaux. Les *Stigonema* en fournissent des exemples remarquables.

La production des hormogonies entraîne parfois la destruction du thalle (*Nostoc*, *Rivularia bullata*); d'autres fois elle se manifeste au moment où la végétation a sa plus grande activité (*Anabæna*, *Calothrix*, *Scytonema*); dans d'autres cas, elle apparaît dès le plus jeune âge (*Stigonema*), sur des filaments encore très petits, où elle se montre quelquefois avec une grande intensité (*Tolypothrix*), et se prolonge plus ou moins activement, avec ou sans interruption, pendant une grande partie de la vie de plante.

Mises en liberté par l'ouverture du sommet de la gaine, elles se répandent au dehors en glissant le long des filaments de la plante qui les a produites. Quelques-unes se fixent sur ces filaments et s'y développent; le plus grand nombre descend jusqu'au substratum et parcourt les premières phases de sa croissance sous le couvert des filaments dont ils sont sortis. Dans les espèces qui disparaissent entièrement à la fin de la végétation, les hormogonies en voie de développement forment souvent des gazons courts et serrés qu'on a pris pour des espèces particulières; chez celles dont le thalle persiste, les hormogonies se développent entre les filaments anciens en remplaçant ceux-ci à mesure qu'ils se détruisent.

Arrivées au repos, les hormogonies s'appliquent sur le support, s'y attachent fortement et s'entourent d'une membrane. Les unes se développent immédiatement en un nou-

veau filament, d'autres traversent d'abord une période de repos plus ou moins longue, pendant laquelle leurs cellules grandissent en même temps que leur tégument s'épaissit et se colore, tout au moins du côté qui regarde la lumière. Il arrive parfois qu'elles acquièrent un diamètre plus grand que celui des filaments ordinaires, et se remplissent d'une matière dense et granuleuse, comme on le voit dans le *Scytonema Hofmanni*. Dans d'autres cas, les filaments germinatifs se coupent et se recoupent à mesure qu'ils s'allongent et se multiplient pendant un certain temps sous cette forme avant de prendre leur état définitif (1).

SPORES

Outre ce mode de propagation active, les Nostocacées possèdent des spores destinées à conserver la plante dans l'intervalle des époques de végétation, en lui permettant de résister à la sécheresse. Ces spores sont depuis longtemps connues dans certains genres (*Glœotrichia*, *Nodularia*, *Cylindrospermum*, etc.), d'autres ont été découvertes récemment (*Stigonema*, *Tolypothrix*, etc.), par M. Borzi (2). Il est permis de croire qu'on les trouvera bientôt dans les genres où elles n'ont pas encore été vues. Les spores se distinguent des cellules ordinaires par leur volume plus grand, leur forme plus arrondie, leur contenu plus grossièrement granuleux.

(1) Cette période de développement est parfois assez prolongée, et la plante ne revêt qu'après longtemps sa forme définitive (*Mastigocladus*, *Trichormus*). Selon M. Borzi (*Morfologia e biologia delle Alghe Ficocromacee*, *Nuovo Giorn. botan. ital.*, XIV, p. 301), il faudrait même considérer les *Oscillaria* comme des colonies d'hormogonies en activité; les *Lyngbya* (et peut-être aussi toutes les Nostocacées) comme des associations d'hormogonies dont l'activité est momentanément suspendue.

(2) *Morfologia e biologia delle Alghe Ficocromacee* (*Nuovo Giornale botanico italiano*, vol. X, XI, XIV). Il nous faudrait, dans ce résumé, citer à chaque page le travail de M. Borzi. Nous n'y renverrons que dans quelques circonstances, dans la supposition légitime que ce Mémoire est connu de tous ceux qui s'occupent d'Algues.

Elles sont généralement entourées d'un épispore épais, coloré en jaune brun.

On a constaté que quelques-unes conservent leur vitalité pendant un temps fort long. Les spores du *Cylindrospermum licheniforme* Kützing ont germé après neuf ans de séjour en herbier (1). Au moment de germer, le contenu se détache de la paroi, se divise par des cloisons parallèles, s'allonge et sort de l'épispore qui s'ouvre par perforation ou par circumscission. Le filament germinatif peut alors devenir immédiatement un filament définitif ou se constituer d'abord à l'état d'hormogonie (*Glœotrichia*, *Nostoc*). Dans le *Sacconema*, la spore se divise par des cloisons perpendiculaires, et donne naissance à une colonie globuleuse entièrement semblable à celle d'un *Glœocapsa*. Le passage de cet état chroococcoïde à l'état filamenteux normal n'a pas été observé (Borzi).

CONIDIES

Le même développement chroococcoïde a été décrit par M. Borzi, dans une autre sorte de cellules reproductrices qu'il désigne sous le nom de conidies. Les conidies diffèrent des spores parce qu'elles conservent l'apparence de cellules végétatives et qu'elles se multiplient indéfiniment à la manière des *Chroococcus*, jusqu'au moment où elles se transforment directement et subitement en une nouvelle série flagelliforme. Ces organes, que l'auteur a rencontrés dans quelques Rivulariées (*Calothrix scopulorum*, *Rivularia*, etc.), proviennent des articles inférieurs des filaments, qui s'isolent dans une gangue mucilagineuse amorphe, résultant de la destruction de la gaine.

(1) Thuret, *Observations sur la reproduction de quelques Nostochinées*, in *Mémoires de la Société des Sciences naturelles de Cherbourg*, t. V, 1857, p. 29.

ALGÆ

Ordo I. — SCHIZOPHYCEÆ Cohn, *Jahresbericht der Schlesische Gesellschaft für vaterländische Cultur*, Jahrg., **1879**, p. 279.

Sub-ordo II. — PHYCOCHROMOPHYCEÆ Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, I, p. 1, **1863**. — Cryptophyceæ Thuret, in Le Jolis, *Liste des Algues marines de Cherbourg*, p. 13, 1863. — Cyanophyceæ Sachs, *Lehrbuch der Botanik*, 4e édit., p. 248, 1874. — Spaltalgen Zopf, *Zur Kenntniss des Spaltalgen*, in *Botan. Centralblatt*, X, n° 1, 1882.

Familia I. — *Hormogoneæ* Thuret, *Classification des Nostochinées*, p. 6, **1875**; — Borzi, *Morfologia e biologia delle Alghe ficocromacee* in *N. Giornale bot. ital.*, X, p. 238, 1878. — Glœosipheæ Kützing, *Phycologia generalis*, p. 179, 1843. — Nostochaceæ Nægeli, *Die neuern Algensysteme*, p. 132, 1847. — Oscillarineæ Kützing, *Species Algar.*, p. 235, 1849. — Nematogeneæ Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 1, 1865. — Nostochineæ Thuret, *Classif. des Nostochinées*, p. 6, 1875.

Cellulæ in trichomatibus filiformibus conjunctæ, sæpius uniseriatæ. Propagatio fragmentis trichomatis motu præditis (hormogoniis) perfecta.

Sub-familia I. — *Heterocysteæ* Hansgirg, *Bemerkungen zur Systematik einiger Süsswasseralgen*, p. 9, **1884**.

Trichomata e cellulis dissimilibus formata, aliis vegetativis ad divisionem indefinite repetitam valentibus, aliis in heterocystas vel in pilum mutatis.

TRIBUUM CONSPECTUS

Trichomata, cellularum unica serie formata, in pilum apice producta.. Trib. I. RIVULARIACEÆ.

Trichomatum articuli, saltem ramigeri, cellulis duabus vel pluribus collateralibus compositi......................	Trib. II. SIROSIPHONIACEÆ.
Trichomata cellularum unica serie formata, utroque fine dissimilia, haud pilifera; incremento apicali et intercalari..	Trib. III. SCYTONEMACEÆ.
Trichomata per totam longitudinem consimilia; incremento intercalari......................	Trib. IV. NOSTOCEÆ.

Trib. I. RIVULARIACEÆ Rabenhorst

Flora europ. Algar., II, p. 2, 1865. — *Nostochineæ trichophoreæ* Thuret, *Classif. des Nostochinées*, p. 6, 1875.

Les Rivulariacées se distinguent des autres Nostocacées hétérocystées par leur trichome terminé en poil, c'est-à-dire par une série de cellules étroites, allongées, incolores, renfermant très peu de protoplasma, et qui ne sont pas susceptibles d'accroissement ultérieur. Ces poils sont souvent très longs. Dans quelques espèces (*Calothrix pulvinata* et *pilosa*) qui croissent dans des localités fréquemment exondées, le poil est réduit à quelques cellules. Le poil tombe lorsque les hormogonies se produisent. C'est surtout sur les individus encore jeunes qu'on en reconnaît aisément la présence et les dimensions (1). — Les hétérocystes manquent rarement. Tantôt ils sont seulement basilaires, tantôt ils sont basilaires et intercalaires dans une même espèce. Les filaments sont simples ou rameux. La ramification résulte le plus ordinairement de l'allongement du sommet du segment inférieur du trichome au-dessous d'un hétérocyste intercalaire. Plus rarement, et cette circonstance se produit surtout à la base des vieux filaments de *Calothrix*, le trichome fait hernie dans l'intervalle

(1) Les filaments de certains *Microcoleus* sont quelquefois terminés en une pointe très aiguë; mais cette pointe, formée par la gaine et non par le trichome, ne présente pas de cloisons transversales comme les poils des Rivulariacées.

de deux hétérocystes; alors les rameaux ressemblent à ceux des *Scytonema*. Enfin, chez les *Brachytrichia*, les rameaux sont en forme de V renversé. — Tantôt les rameaux s'écartent immédiatement les uns des autres, tantôt ils restent accolés à l'intérieur de la gaine, et ne se séparent qu'après un trajet plus ou moins long. Les espèces qui présentent cette disposition forment des pinceaux ou des arbuscules fastigiés.

La gaine est tubuleuse, continue, gélatineuse ou membraneuse, homogène ou lamelleuse. Les couches internes des lamelles sont souvent capables de se dilater beaucoup. Dans les Rivulariacées, elles confluent au sommet en une masse où l'on ne distingue parfois qu'avec difficulté les gaines partielles de chaque trichome. — Quelquefois les gaines deviennent le siège d'un dépôt de particules calcaires qui transforment le thalle en une masse de consistance pierreuse. — Les gaines sont incolores ou teintées en jaune ou en jaune brun; nous n'en connaissons point qui présentent une autre couleur. — Les spores n'ont été vues que dans un nombre de genres très restreint. Là où elles sont connues elles fournissent d'excellents caractères pour la distinction des espèces. — Dans le genre *Leptochæte*, ainsi que chez quelques Rivulaires, les articles inférieurs s'isolent et se changent en conidies chroococcoïdes (voy. Borzi, *loc. cit.*, p. 291 et 295).

Les Rivulariacées comprennent 10 genres avec 59 espèces. Les genres *Polythrix*, *Isactis* et *Sacconema* sont monotypes. On connaît 2 *Brachytrichia*, 2 *Leptochæte* et 3 *Amphithrix*; le genre *Glæotrichia* renferme 5 espèces, le *Dichothrix* 8, le *Rivularia* 13 et le *Calothrix* 23.

Parmi les genres monotypes, les *Polythrix* et *Isactis* sont marins; le *Sacconema* et les *Leptochæte* appartiennent aux eaux douces. Parmi les autres, le genre *Brachytrichia* est seul exclusivement marin. Au contraire, on ne connaît pas de *Glæotrichia* dans les eaux de la mer. Il existe 5 espèces saumâtres (2 *Rivularia*, 2 *Calothrix*, 1 *Glæotrichia*). Les *Amphithrix*, *Rivularia*, *Dichothrix* et *Calothrix* se répartissent entre les eaux marines et les eaux douces.

Les Rivulariacées sont pour la plupart des plantes submergées. Les espèces marines vivent fixées sur les plantes ou les corps inertes vers le niveau des hautes mers moyennes; rarement elles atteignent le niveau des basses mers (*Isactis plana*). Les espèces d'eau douce vivent sur les rochers plus ou moins humides (*Sacconema*), dans les eaux calmes des mares et des étangs (*Calothrix fusca*, *C. stellaris*, *C. adscendens*, *Dichothrix Baueriana*, *Glœotrichia Pisum*, *G. natans*), dans les tourbières (*Rivularia dura*, *R. minutula*). Quelques-unes préfèrent les eaux courantes des sources et des ruisseaux (*Calothrix juliana*, *Rivularia rufescens*, *R. hæmatites*, *R. Beccariana*). Le *Calothrix thermalis* est propre aux eaux thermales.

28 Rivulariacées n'ont été observées jusqu'ici qu'en Europe; 2 n'ont été recueillies qu'en Amérique; une est propre à l'Orient (*Rivularia Vieillardi*); 8 espèces sont communes à l'Europe et à l'Amérique, et paraissent cosmopolites.

GENERUM RIVULARIACEARUM CLAVIS ANALYTICA.

SUB-TRIBUS I. *Leptochæteæ*. — Fila libera, tenuissima (2-8 μ crassa), e strato heteromorpho ascendentia; heterocystæ nullæ.

Fila in strato chroococcoideo insidentia, simplicia .... I. LEPTOCHÆTE.

Fila e strato horizontali pulvinato, radiatim expanso, cellulis minutis composito, oriunda, erecta, simplicia .... II. AMPHITHRIX.

S.-TRIB. II. *Mastichotricheæ* Kützing. — Fila libera, simplicia vel in thallum ramosum dichotomo-corymbiformem coalita.

A. Vaginæ cylindricæ.

Fila simplicia vel ramosa; pseudo-rami distincti, liberi .... III. CALOTHRIX.

Fila ramosa; pseudo-rami in eadem vagina plures (2-6) coaliti .... IV. DICHOTHRIX.

Fila ramosa in eadem vagina numerosissima (usque ad 100) coalita .... V. POLYTHRIX.

B. Vaginæ crassæ, saccato-ampliatæ .... VI. SACCONEMA.

S.-TRIB. III. *Rivularieæ* Kützing. — Fila in

thallum crustaceum hemisphæricum vel globosum, muco vel gelatina communi coalita.

† Heterocystæ basilares (*Eurivularieæ*).

Fila simplicia in thallum crustaceum paralleliter stipata.................................. VII. ISACTIS.

Fila corymbosa in thallum globosum vel hemisphæricum (interdum e concrescentia thallorum primariorum crustaceum) radiatim disposita; sporæ hactenus ignotæ................ VIII. RIVULARIA.

Sporæ frequentissime generatæ, solitariæ, maximæ; plantæ aquæ dulcis, molliores .... IX. GLŒOTRICHIA.

†† Heterocystæ intercalares (*Brachytrichieæ*) .. X. BRACHYTRICHIA.

Sub-tribus I. — LEPTOCHÆTEÆ

I. — LEPTOCHÆTE Borzi

Morfologia e biologia delle Alghe ficocromacee, in *N. Giornale botan. ital.*, vol. XIV, p. 298, tab. XVI, fig. 6-8, 1882.

« Fila simplicia, sæpius tenerrima, thallum indefinite crustiformem, tenuem, plerumque late effusum efficientia. Multiplicatio hormogoniis et conidiis chroococcoideis ex articulorum basalium transmutatione ortis. »

Dans ce genre, les articles inférieurs du trichome se changent en cellules multiplicatrices ou *conidies*, de tout point semblables à des colonies de *Chroococcus*. Après un certain nombre de divisions, les cellules de ces *Chroococcus* s'allongent en filaments.

Les filaments jeunes provenant du développement des hormogonies se multiplient longtemps en se coupant en fragments qui s'allongent sans changer de diamètre et sans produire de poil terminal, de sorte qu'ils ont l'apparence d'un petit *Lyngbya* (Borzi).

M. Borzi compare son genre *Leptochæte* au genre *Inactis* Kützing, et en particulier à l'*Inactis tornata*. Mais cette dernière Algue est un *Microcoleus* à filaments rameux. La ressemblance paraît bien plus grande avec l'*Amphithrix amethystea* et avec quelques autres plantes très voisines ou inséparables de celle-ci, qui sont dispersées dans les genres *Leptothrix*, *Hypheothrix* et *Schizothrix*.

M. Borzi signale encore le genre *Chætococcus* Kützing (*Tabulæ phy-*

colog. I, tab. 94) comme offrant une affinité avec les *Leptochæte*. Les deux genres nous sont également inconnus.

SPECIERUM CLAVIS ANALYTICA.

Saxicola, strato fusco-nigro; fila ad 6 μ crassa; vaginæ arctissimæ; trichomata indistincte articulata....................................	1. *L. crustacea.*
Saxicola, strato fusco-purpureo, crustaceo-lubrico; fila ad 8 μ crassa; vaginæ distinctæ, hinc et illinc annulatim fissæ................................	2. *L. fonticola.*
Stratum minutum pulviniforme, dilute cæruleum; fila ad 2 μ crassa..............................	3. *L. parasitica.*

1. **L. crustacea** Borzi

Morfologia e biologia delle Alghe ficocromacee (*loc. cit.*, p. 298).

« Strato fusco-nigro indefinite lateque expanso; trichomatibus arctissime vaginatis indistincte articulatis, ad 8 μ crassis. » (n. v.)

Hab. ad saxa schistacea irrorata in Apennino Etrusco (Borzi).

2. **L. fonticola** Borzi

Loc. cit., p. 298.

« Strato fusco-purpureo, late effuso, crustaceo lubrico; trichomatibus distincte vaginatis, vagina hinc et illinc annulatim fissa, ad 8 μ crassis » (n. v.).

Hab. ad fontes, saxa inundata in Apennino Etrusco (Borzi).

3. **L. parasitica** Borzi

Loc. cit., p. 298.

« Strato minimo pulviniformi, dilute cæruleo; trichomatibus valde tenerrimis ad 2 μ crassis » (n. v.).

Hab. ad caulem *Potamogetonis crispi* apud Vallombrosam Etruriæ (Borzi).

II. — Amphithrix Kützing (pro parte), characteribus mutatis.

Phycologia generalis, p. 220, 1843.

Chroolepus, Leptothrix, Hypheothrix, Amphithrix, spec.

Thallus crustiformis vel cæspitosus, purpureus vel violaceus, e duobus stratis formatus : inferiore horizontaliter expanso, intricato, filamentoso, vel e cellulis minutis in lineas radiatas subseriatis contexto; superiore verticali, filis erectis simplicibus, hinc illinc in pilum mox evanescentem attenuatis constante. Vaginæ tenues, arctissimæ, continuæ. Hormogonia solitaria vel seriata. Sporæ...

Les filaments de *Calothrix* sont souvent associés à des filaments beaucoup plus fins, appartenant à d'autres Algues. La réunion de ces productions hétérogènes, lorsqu'elles reposent sur un substratum celluleux, constitue le genre *Amphithrix* de M. Kützing. Ainsi qu'il a été défini par l'auteur, ce genre ne saurait être conservé, mais il peut l'être si, parmi les filaments de diverses sortes (*Leptothrix*, *Inactis*, etc.) qui entourent les *Calothrix*, on considère certaines formes présentant des caractères spéciaux et que d'ailleurs on rencontre parfaitement pures et sans mélange de *Calothrix*. C'est dans ce sens que nous proposons de maintenir le genre *Amphithrix*.

Ce genre paraît avoir une grande ressemblance avec les *Leptochæte*. La principale différence, sinon la seule, réside dans la nature de la couche inférieure qui dans les *Amphithrix* n'a pas l'aspect ni le mode de développement des *Chroococcus*. Dans les plantes très jeunes, lorsque les filaments verticaux ne sont pas encore développés, les cellules forment sur le substratum une petite tache orbiculaire, au bord de laquelle on voit distinctement que les cellules sont disposées en séries régulières ramifiées. Plus tard, à partir du centre, les cellules produisent des filaments dressés, et alors il devient impossible de reconnaître la disposition primitive. Les filaments sont assez différents de grosseur et surtout de longueur. Les plus longs et les plus gros s'élèvent d'un gazon dense de filaments courts et fins, dont les uns paraissent naître de la couche inférieure, et dont les autres proviennent du développement des hormogonies. Celles-ci se produisent en abondance ; elles sont toruleuses et très faiblement colorées. Les gaines bleuissent sous l'action du chloroiodure de zinc; nous n'avons aperçu aucune apparence d'hétérocystes.

SPECIERUM CLAVIS ANALYTICA.

Plantæ aquæ dulcis .... 1. *A. janthina.*
Plantæ marinæ .... 2. *A. violacea.*

1. A. janthina.

CHROOLEPUS JANTHINUS Montagne, *Phytographia canariensis*, p. 188, **1840**; *Sylloge*, p. 404.
LEPTOTHRIX JANTHINA Kützing, *Species Algar.*, p. 363, **1849**; *Tabulæ phycolog.*, I, p. 38, tab. 60, fig. II; — Rabenhorst, *Algen*, n° 1581, 1863.
HYPHEOTHRIX JANTHINA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 76, **1865**.
AMPHITHRIX AMETHYSTEA Kützing, *Species Algar.*, p. 275, **1849**; *Tabulæ phycolog.*, I, p. 45, tab. 79, fig. IV; Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 229.

Thallo tenui, crustaceo, amethysteo; filis 3–5 decimillimetra longis, 1,50 ad 2-25 μ crassis, erectis, strictis, purpurascentibus, arctissime vaginatis; vagina tenui uniformi; trichomatibus dilute ærugineis; articulis diametro subæqualibus; hormogoniis 20 μ longis (v. s.).

Hab. in lapidibus inundatis, ad parietes fontium Galliæ (Falaise, Brébisson!), Austriæ (Gastein, Diesing in herb. Grunow!; Blansko in Moravia, Rabenhorst's Algen) et insularum Canariensium (Webb et Berthelot).

Var. torulosa.

HYPHEOTHRIX TORULOSA Grunow, in Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 76, **1865**.

Filis longioribus usque ad 5 millimetra altis, trichomatibus torulosis (v. s.).

Hab. in labro ligneo putei semper fluentis, parietibus insidens, prope Berndorf in Austria inferiori (Grunow!).

2. A. violacea.

HYPHEOTHRIX VIOLACEA Kützing, *Species Algarum*, p. 267, **1849**; *Tabulæ phycolog.*, I, p. 41, tab. 68, fig. III; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 76.

Thallo cæspitoso fusco-rubro vel violaceo; filis fascicu-

latis 1-3 millimetra longis, 2-3 μ crassis, erectis; vagina tenui uniformi; trichomatibus granulosis, subtorulosis, diametro subbrevioribus (v. s.).

Hab. ad rupes maritimas in summo limite fluxus ad oras Galliæ (Calvados, Brébisson! Brest, Crouan!) et Angliæ sec. Rabenhorst; in Enteromorpha ad insulas Canarienses (Burgados, Hillebrand, n° 137 !).

Sub-tribus II. — MASTICHOTRICHEÆ Kützing.

Phycologia generalis, p. 231, 1843.

III. — CALOTHRIX Agardh

Systema Algarum, p. XXIV, 1824.

Conferva, Oscillatoria, Ceramium, Calothrix, Desmarestella, Leibleinia, Rivularia, Lyngbya, Schizosiphon, Symphyosiphon, Mastigothrix, Mastigonema, Amphithrix, Symploca, Glœotrichia sp.

Fila simplicia aut varie prolifera, nunquam dichotome divisa. Heterocystæ nunc intercalares, nunc basilares, in tribus speciebus nullæ. Cæspites tomentosi, pulvinati vel penicillati. Sporæ, in unica specie huc usque visæ, seriatæ, basilares. (Conf. Borzi, *Morfologia e biologia delle Alghe ficocromacee*, in *Nuovo Giornale bot. ital.*, 1882, vol. XIV, p. 374.)

SPECIERUM CLAVIS ANALYTICA.

Sectio I. Heterocystæ nullæ. *Homœothrix*.

Fila medio affixa, utrinque erecta pilifera, densissime conferta intricata, 3-5 μ crassa; planta submarina .... 1. *C. rubra*.

Fila decumbentia implexa, tortuosa; vaginæ luteo-fuscæ; planta aquæ dulcis .... 2. *C. balearica*.

Fila basi incrassata affixa, erecta, rigida; vaginæ hyalinæ; planta aquæ dulcis .... 3. *C. juliana.*

Sectio II. Plantæ heterocystis præditæ (marinæ vel aquæ dulcis). *Eucalothrix.*

§ Plantæ marinæ.

A. Heterocystæ basilares, in unica specie intercalares.

* Frondes gregariæ, fasciculatæ vel penicillatæ, parasiticæ.

Fila 12-15 μ crassa; trichomata chalybea, violacea vel purpurea; vaginæ sæpius hyalinæ .... 4. *C. confervicola.*

Fila 21-29 μ crassa; trichomata viridi-olivacea; vaginæ luteo-fuscæ .... 5. *C. consociata.*

** Cæspitosæ; sæpius saxicolæ.

α. Trichomata violacea. Fila rigida 8-12 μ crassa .... 6. *C. fusco-violacea.*

β. Trichomata viridi olivacea.

Fila 10-18 μ crassa, crispa, laxe cæspitosa, libera .... 7. *C. scopulorum.*

Fila 9-15 μ crassa, modice flexuosa, in stratum densum læve crustiforme approximata .... 8. *C. Contarenii.*

Fila 15-20 μ crassa, fasciculata, in stratum spongiosum hirsutum coalita... 9. *C. pulvinata.*

γ. Trichomata æruginea (plantæ parasiticæ).

Fila basi in bulbum incrassata, in Algarum thallo immersa............. 10. *C. parasitica.*

Fila basi vix inflata, libera.......... 11. *C. æruginea.*

B. Heterocystæ intercalares et basilares.

* Fila heterocysta basilari prædita, apice longe pilifera.

† Fila simplicia.

Fila 9-10 μ crassa; vaginæ sæpius hyalinæ........................... 11. *C. æruginea.*

Fila 12-40 μ crassa; vaginæ luteo-fuscæ.................... ..... 12. *C. crustacea.*

†† Fila ramosa.

Pseudo-rami solitarii, sub heterocystis egredientes............................... 13. *C. prolifera.*

Pseudo-rami ad apicem filorum fasciculati... 14. *C. fasciculata.*

Pseudo-rami gemini in spatium inter heterocystas erumpentes (fila decumbentia)..... 15. *C. vivipara.*
** Fila pseudo-ramosa decumbentia medio adfixa, utrinque erecta et brevissime pilifera.................... 16. *C. pilosa.*
§§ Plantæ aquæ dulcis.

A. Algæ ad plantas vivas crescentes.
† Fila basi bulbosa, superne cylindrica; 10-12 μ (in media parte) crassa.
Vaginæ molles, lamellosæ, ocreatæ, in Algis mucosis parasiticæ ..... 17. *C. fusca.*
Plantæ vaginis homogeneis arctis ad Algas et alias plantas affixæ....... 18. *C. stellaris.*
†† Fila sensim a basi ad apicem attenuata, 18-22 μ crassa.......... 19. *C. adscendens.*

B. Plantæ ad saxa et lignum crescentes.
a. Fila luteo-fusca in stratum crustaceum nigrum aggregata; fila 5-10 μ crassa................ 20. *C. parietina.*
b. Fila viridia.
α. Fila millimetrum haud superantia, 9-10 μ crassa........ 21. *C. Braunii.*
β. Fila 2-8 millim. longa.
Fila 8-9 μ crassa, heterocystis intercalaribus............... 22. *C. thermalis.*
Fila 12-13 μ crassa, heterocystis intercalaribus nullis .... 23. *C. Castellii.*

Sectio I. — *Homœothrix* Thuret.

1. C. rubra.

Schizotrix rubra Crouan, *Florule du Finistère*, p. 118, 1867.

Strato cæspitoso minuto, expanso, fusco-rubro; filis 1-3 millim. longis 3-5 μ crassis, medio affixis, utrinque ascendentibus piliferis, densissime aggregatis, simplicibus ve *Scytonematum* modo pseudo-ramosis; vagina tenuissima, arcta, hyalina, homogenea, interdum ocreata; trichomatibus

fusco-rubescentibus; articulis diametro dimidio brevioribus, granulosis; heterocystis nullis (v. v.).

Hab. ad rupes schistosas maritimas aqua dulci irroratas, in summo limite fluxus, prope Brest (Crouan!) Galliæ.

Cette espèce est mélangée avec les filaments, beaucoup plus fins, de l'*Amphithrix violacea*.

Le *Calothrix trochicola* Crouan (*Florule du Finistère*, p. 118) dont les filaments sont fixés par le milieu, se place peut-être dans le voisinage de cette espèce. Nous n'en avons pas vu d'échantillon, mais seulement un dessin dont le grossissement n'est pas indiqué.

2. C. balearica.

Strato cæspitoso expanso olivaceo-fusco; filis basi decumbentibus intricatis, 1 millim. altis, 12 μ crassis, inferne haud incrassatis, simplicibus vel parce pseudo-ramosis, ramis vagina inclusis adpressis; vagina arcta, passim lamellosa truncata, demum luteo-fusca; trichomatibus 7-9 μ crassis æruginеo-olivaceis; articulis discoideis diametro subbrevioribus (v. v.).

Hab. ad rupes madidas in meridiem spectantes prope Angers (Hy!) Galliæ; ad parietes piscinarum et puteorum insulæ Minorcæ (Pozo de Santa Maddalena, Rodriguez!).

Bien distinct de l'espèce suivante par ses filaments décombants, entrelacés et flexueux, qui rappellent ceux du *Cal. scopulorum*.

3. C. juliana.

Lyngbya juliana Meneghini, *Giorn. Toscan. di Sc. med. fis. e nat.*, I, n° X, p. 2, **1841**, e specim. auth. in herb. Mus. Paris.; — Kützing, *Spec. Alg.*, p. 279 (non Desmazières, *Pl. crypt. de France*, sér. II, n° 542).

Leibleinia juliana Kützing, *Bot. Zeit.*, **1847**, p. 194; *Spec. Alg.*, p. 276; *Tabulæ phycolog.*, I, 82, fig. IV (mala); — Martens, *A fifth List of Bengal Algæ*, n° 3058 (*Proceed. of the Asiatic Soc. of Bengal*, 1871, p. 173)?.

Calothrix decipiens Thuret!, *Essai de class. des Nostochinées*, p. 10 (*Ann. des sc. nat.*, Bot., 6e série, **1875**, I, p. 381); — Bornet et Thur., *Notes algol.*, p. 12.

Filis sparsis vel in stratum interruptum olivaceum (exsiccatione nonnumquam in colorem amethysteum vergens)

densius approximatis, erectis, simplicibus, rigidis, 2 millim. altis, 10-15 μ crassis, basi sæpe incrassatis; vagina tenui arcta achroa non lamellosa; trichomatibus 9-12,5 μ crassis in pilum attenuatum fragilem longe productis; articulis diametro triplo brevioribus; hormogoniis diametro 4-5-plo longioribus (v. v.).

Hab. in aquis dulcibus ad lapides et plantas aquaticas Galliæ occidentalis (Couvrigny prope Falaise, Brébisson!) et australis (Montpellier! Antibes!); Germaniæ (Rabenhorst! in herb. Grunow); Italiæ superioris (in thermis julianis prope Patavium, Meneghini!); Americæ fœderata (Mill Brook, Farlow!) et Indiæ (sec. Martens).

Le *Calothrix juliana* se rapproche singulièrement du *C. confervicola* Ag. dont il se distingue surtout parce qu'il n'a pas d'hétérocystes et qu'il croît dans l'eau douce. D'après M. Kützing (*Tab. phyc.*, I, p. 46), les deux Algues qu'il avait d'abord nommées *Leibleinia* et *Lyngbya juliana*, appartiennent à la même espèce. On voit, par cet exemple, combien la limitation des genres de Nostochinées était incertaine avant que fût publié l'*Essai de classification* de M. Thuret, et l'on comprend que les descriptions et les figures des espèces présentent des lacunes et des insuffisances qui rendent inutiles un grand nombre d'entre elles, lorsqu'on ne peut pas les compléter par l'examen d'échantillons originaux.

Sectio II. — *Eucalothrix*.

4. **C. confervicola** Agardh

Systema Algarum, p. 70, **1824**; — Harvey in Hooker's *British Flora*, II, p. 367; *Manual of the British marine Algæ*, p. 224; *Nereis Boreali-Americana*, III, p. 105; *Phycologia Britannica*, tab. 254; — Olney, *Algæ Rhodiaceæ*, n° 112; — Gobi, *Algenflora des Weissen Meeres*, p. 88; — Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 8-10, tab. III; — Falkenberg, *Die Meeresalgen von Neapel*, p. 224; — Farlow, *Marine Algæ of New-England*, p. 36!; — Lloyd, *Algues de l'Ouest*, n° 50!; — Crouan, *Algues mar. du Finistère*, n°s 340 et 341!; — Wyatt, *Algæ Danmonienses*, n° 229; — Desmazières, *Plantes cryptog. de France*, série I, n° 1974; série II, n° 1674! (non Kützing in *Actien*).

Conferva confervicola Roth, *Catalecta botanica*, III, n° 192, **1806**, e specim. Mertensiano in herb. Bory!; — Dillwyn, *British Confervæ*, tab. 8 (figura pessima); — Dillen, *Historia Muscorum*, tab. 85, fig. 21 (pessima); — *Flora danica*, tab. 1484; — *English Botany*, pl. 2576; Jürgens, *Algæ aquaticæ*, Dec. XVIII, n° 6.

Oscillatoria confervicola Agardh, *Dispositio Algarum*, p. 37, **1812**; — *Synopsis Algar. Scandinaviæ*, p. 110, e specim. authent.!; — Lyngbye, *Hydrophytologia danica*, p. 94; — Hofman-Bang (in herb. Bory!).

OSCILLATORIA MUCOR Agardh, *Algarum decades*, n° XXVII, **1814**; *Synopsis Alg. Scandinaviæ*, p. 111; *Systema Algar.*, p. 70, teste Liebman, *Bemærkninger og Tillæg til den Danske Algeflora* in *Kröyers Tidskrift*, t. II, part. V, p. 491.

OSCILLATORIA ZOSTERICOLA, *Flora Danica*, pl. 1599 (fig. pessima), **1818**; — Lyngbye, *Hydrophytol. Danica*, p. 94, pl. 27, e specim. authent.!

DESMARESTELLA CONFERVICOLA Bory, *Dict. class. d'hist. nat.*, V, p. 438, **1824**, e specim. authent.!

LEIBLEINIA CONFERVICOLA Endlicher, *Gener. plant.*, n° 57, **1836**; supplem. tertium, p. 21, n° 69; — Areschoug, *Phyceæ Scandin. marin.*, p. 214; *Algæ Scandin. exsicc.*, ser. II, n° 192.

LEIBLEINIA CHALYBEA Kützing, *Phycologia gener.*, p. 221, **1843**; *Spec. Alg.*, p. 277; *Tabulæ phycolog.*, I, p. 46, tab. 84, fig. I; — Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, sér. I, fasc. XL, n° 1974!; — Le Jolis, *Algues mar. de Cherbourg*, n° 152!.

LEIBLEINIA ZOSTERICOLA Endlicher, *Genera plant.*, supplem. tertium, p. 21, **1843**; — Areschoug, *Phyceæ Scandin. marin.*, p. 213!; — Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, sér. I, fasc. XL, n° 1975!.

LEIBLEINIA COCCINEA Kützing, *Botan. Zeitung*, **1847**, p. 193; *Spec. Algar.*, p. 277.

LEIBLEINIA VIRESCENS Kützing, *Botan. Zeit.*, **1847**, p. 193; *Spec. Algar.*, p. 277; *Tab. phycolog.*, I, p. 46, tab. 83, fig. V (?).

LEIBLEINIA AMETHYSTEA Kützing, *Spec. Algar.*, p. 277, **1849**; — Le Jolis, *Liste des Algues marin. de Cherbourg*, p. 30; *Algues marin. de Cherbourg*, n° 232!.

LEIBLEINIA PURPUREA Kützing, *Spec. Algar.*, p. 277, **1849**; *Tabulæ phycolog.*, I, p. 46, pl. 84, fig. II; — Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, sér. I, fasc. XL, n° 1973!; — Colmeiro, *Enumeracio de las criptogamas de España y Portugal*, p. 246.

LEIBLEINIA PURPUREA, v. *amethystea* Kützing, *Spec. Algar.*, p. 277, **1849**.

CALOTHRIX CONFERVICOLA, var. *zostericola* Crouan, *Alg. mar. du Finistère*, n° 341!, **1852**.

LYNGBYA CONFERVICOLA Rabenhorst, *Algen*, n° 1881!, **1866**.

LEIBLEINIA FLACCIDA Lenormand in Mandon, *Algæ maderenses*, n° 41!, an Kützing, *Bot. Zeitung*, 1847, p. 193 (non Crouan).

Filis gregariis stellatim fasciculatis, in Algis majoribus affixis, nigro-viridibus vel chalybeis, exsiccatione in colorem violaceum vergentibus, rigidis, 2-3 millim. altis, 12-25 μ crassis, basi sub æqualibus; vagina arcta, sæpissime tota achroa, rarius infra medium luteo-fusca, homogenea, molli, superne gelatinosa; trichomatibus 10-18 μ crassis, articulis diametro 4-5-plo brevioribus; heterocystis 1-2 basilaribus hormogoniis in vagina numerosis 4-6-plo longioribus quam latis (v. v.).

Hab. in mari albo (Gobi), in oceano Atlantico ad oras Europæ a Norvegia superiore (Areschoug) usque ad insulas Maderenses (Mandon!) et Canarienses (Herb. Grunow!) ad littora Americæ borealis (Harvey, Farlow!); in mari Adriatico (Hauck!) et oceano australi (Harvey!); ad insulam Mauritii (de Robillard!).

Var. α. **purpurea**: Trichomatibus purpureis.

Hab. in mari Adriatico (Herb. Grunow!).

Var. β. **Mediterranea :** Filis densius cæspitosis, minus rigidis, exsiccatione flaccidis et penicillatim adglutinatis, 12-17 μ crassis.

Hab. ad Algas varias in mari Mediterraneo (Banyuls ! Antibes !) ; Neapoli (Falkenberg).

Le *Calothrix confervicola* est une espèce qu'on rencontre abondamment à mi-marée et l'une des mieux définies du genre. Elle est souvent mêlée au *Cal. æruginea*. Elle s'en distingue par ses dimensions plus grandes, ses faisceaux étoilés et sa couleur.

D'après les figures de *Leibleinia* que M. Kützing a publiées dans les planches 83 et 84 du premier volume de ses *Tabulæ phycologicæ*, on pourrait conjecturer que les *Leibleinia australis* et *flaccida* se placent dans le voisinage immédiat du *Cal. confervicola*, si même ils ne doivent pas lui être réunis. Nous devons dire toutefois que l'examen d'un échantillon provenant de Trieste (Hauck in herb. Grunow!), déterminé par M. Kützing, ne confirme pas cette manière de voir ; cet échantillon appartient indubitablement au *Cal. crustacea*. Nous n'avons pas vu d'exemplaire sûrement déterminé de *Cal. flaccida*.

5. **C. consociata.**

Schizosiphon consociatus Kützing, *Phycologia generalis*, p. 234, 1843 ; *Species Algarum*, p. 331 ; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 17, tab. 54, fig. III ; — Grunow !, *Reise der Novara*, Algen, p. 32 (1867).

Filis gregariis et stellatim fasciculatis Algis filiformibus affixis, nigro-viridibus, rigidis, semi-millim. altis, 21-29 μ crassis, basi curvatis decumbentibus parum incrassatis ; vagina arcta, fusca, membranacea, pluries ocreata, apice in infundibulum dilatata, lamellosa, lamellis exterioribus hyalinis ; trichomatibus 12 μ crassis, olivaceis, articulis diametro triplo brevioribus ; heterocystis basilaribus (v. s.).

Hab. ad Chætomorpham, ad littora Madeiræ (Novara Expedition, n° 9).

On peut rapprocher du *C. consociata* les deux espèces figurées par M. Kützing sous les noms de *Schizosiphon flagelliformis* et de *S. radiatus*, dans les *Tabulæ phycolog.*, II, p. 17, tab. 54, fig. 1-2.

6. **C. fusco-violacea** Crouan

e speciminibus authenticis in herb. Thuret et Mus. Par.! vix *Ann. des sc. nat.*, 4e sér., Bot. XII, p. 291, pl. 22, H, 1859; *Florule du Finist.*, p. 118.

Filis gregariis in stratum velutinum indefinitum olivaceum seu violascens approximatis, exsiccatione vix mutatis, semi-millim. altis, 8-12 μ crassis, basi geniculatis et incrassatis; vagina arcta, tenui, achroa, uniformi, sursum gelatinosa diffluente; trichomatibus 7-8 μ crassis, torulosis, in pilum brevem mox delapsum initio productis, demum (ob hormogoniorum præcocem et repetitam formationem) truncatis, articulis diametro dimidio brevioribus; heterocysta basilari sæpe effeta; hormogoniis in vagina pluribus 2-10-plo diametro longioribus (v. v.).

Hab. ad conchas in oceano Atlantico ad littora Galliæ (Brest, Crouan!) nec non ad lapides in stagnis salsis (étang de Thau) regionis Mediterranei prope Cette!

Il n'y a pas de concordance entre les descriptions données par MM. Crouan et les échantillons qu'ils ont distribués. L'exemplaire de l'herbier du Muséum croît sur une coquille de *Trochus*. Dans l'herbier Thuret, deux plantes différentes sont renfermées dans le même sachet. L'une, sur *Trochus*, est semblable à la précédente; l'autre, sur des coquilles de *Pecten*, est extrêmement voisine du *Microchæte grisea* Thuret. Ni l'une ni l'autre, d'ailleurs, n'est fixée par le milieu du filament, comme il est dit dans la *Florule du Finistère*. Dans les *Annales des sciences naturelles*, ainsi que dans la *Florule*, nous lisons que les filaments du *Calothrix fusco-violacea* sont obtus; ce caractère n'existe pas dans les échantillons trochicoles que nous avons sous les yeux. Nous avions pensé que les échantillons sur *Trochus* étaient peut-être devenus le type de l'espèce nommée dans la *Florule Cal. trochicola;* mais nous n'avons pu en obtenir la certitude. Il n'existe pas d'échantillon de cette espèce dans l'herbier Crouan, mais seulement un dessin. Les filaments représentés dans ce dessin sont recourbés comme les tubes en U des laboratoires de chimie; les deux bouts sont effilés en pointe courte. Les hétérocystes ne sont point indiqués.

Il ne faut pas confondre le *Cal. trochicola* Crouan avec le *Schizosiphon* qui porte le même nom (*Florule*, p. 116). Ce dernier ne paraît pas distinct du *Rivularia* (*Isactis*) *plana*.

7. **C. scopulorum** Agardh

Systema Algar., p. 70, **1824**; — Harvey in Hooker's, *British Flora*, II, ed. I, p. 368; *Manual of British Algæ*, p. 157; *Phycologia britannica*, tab. 58, B; *Nereis Boreali-americana*, III, p. 105; — Steinheil, *Cryptogames de Barbarie*, in *Annales des sc. nat.*, 2ᵉ série, Bot., I, p. 289, 1834; — Areschoug, *Phyceæ Scandinavicæ marinæ*, p. 212 (pro parte); *Algæ Scandinavicæ exsiccatæ*, ser. IIᵃ, nº 235! (non nº 139); — Olney, *Algæ Rhodiaceæ*, nº 113; — Thuret, *Essai de classification des Nostochinées*, in *Annales des sc. nat.*, 6ᵉ série, Bot., t. I, p. 381; — Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 159, tab. 38; — Le Jolis, *Algues mar. de Cherbourg*, nº 261!; — Crouan, *Algues mar. du Finistère*, nº 342; — Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsiccatæ*, fasc. 10, nº 484! (non nº 191); — Kjellman, *The Algæ of the Artic Sea*, p. 322.

CONFERVA SCOPULORUM Weber et Mohr, *Reise durch Schweden*, p. 195, tab. III, fig. 3 *ab*, **1804**; — Roth, *Catalecta botanica*, t. III, p. 191; — Dillwyn, *British Confervæ*, p. 38, et supplem. tab. A; — *English Botany*, tab. 2171.

OSCILLATORIA SCOPULORUM Agardh, *Dispositio Algarum*, p. 37, **1812**; *Synopsis Algar.*, p. 111, e specim. auth. in herb. Mus. Par.!; — Lyngbye, *Hydrophytologia danica*, p. 93, tab. 27, e specim. auth. in herb. Thuret!.

SCHIZOSIPHON SCOPULORUM Kützing, *Phycologia generalis*, p. 233, **1843**; *Species Algar.*, p. 329; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 15, tab. 50, fig. v; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamen-Flora*, p. 87; *Flora europ. Algarum*, II, p. 240; — Le Jolis, *Liste des Algues mar. de Cherbourg*, p. 31; *Algues mar. de Cherbourg*, nº 158!; — Crouan, *Alg. mar. du Finistère*, nº 342; *Florule du Finistère*, p. 116; — Areschoug, *Algæ Scandinavicæ exsiccatæ*, ser. nov., fasc. V, nº 235!; — Kjellman, *Plantæ in itineribus Suecorum polaribus collectæ!*; *Ueber die Algenvegetation des Murmanschen Meeres*, p. 57; *Om Spetzbergens Thallophytes*, p. 58.

SCHIZOSIPHON RUPICOLA Kützing, *Phycologia generalis*, p. 223, **1843**; *Species Algar.*, p. 328; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 14, tab. 48, fig. IV, e specim. auth. in herb. Mus. Par.! et Lenormand!; — Rabenhorst, *Deutschlands Krypt.-Flora*, p. 87.

SCHIZOSIPHON CUSPIDATUS Kützing, *Species Algar.*, p. 328, **1849**, e specim. auth. in herb. Lenormand!, non *Sch. cuspidatus* Crouan.

SCHIZOSIPHON GREGARIUS Kützing, *Species Algar.*, p. 329, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 15, tab. 50, fig. IV (planta junior, dubia).

SCHIZOSIPHON JUNCICOLA Crouan, *Florule du Finistère*, p. 115, **1867**; e specim. auth.!.

SCHIZOSIPHON MUCOSUS Crouan, *Florule du Finistère*, p. 115, **1867**, e specim. authent. in herb. Mus. Par.

SCHIZOSIPHON SOWERBYANUM Crouan, *Florule du Finistère*, p. 116, **1867**?, e specim. imperfecto in herb. Mus. Par.

SCHIZOSIPHON MANDONI Martens, in Mandon, *Plantæ maderenses* (exsicc.)?.

AMPHITHRIX CRUSTACEA Crouan, *Florule du Finistère*, p. 116, **1867**.

MASTIGONEMA VELUTINUM Wittrock et Nordstedt, *Algæ Scandinav. exsicc.*, nº 388, **1880**, — (non Wolle).

Strato cæspitoso velutino late expanso, atroviridi vel olivaceo, filis tortuosis et crispis, ad millimetrum altis, 10-18 μ crassis, basi modice incrassatis; vagina crassiuscula achroa, luteo-fusca vel zonis incoloribus et luteis variegata, in filis majoribus lamellosa, repetite ocreata, ocreis sursum varie dilatatis; trichomatibus olivaceis, 8-15 μ crassis, in pilum attenuatis; heterocystis 1-3 basilaribus; hormogoniis

in vagina numerosis 4-5-plo longioribus quam latis (v. v.).

Hab. ad rupes, muros et lapides, rarius ad ligna et plantas marinas in oceano Arctico (Spitzberg, Kjellman!); in Atlantico ab oris Sueciæ (Nordstedt!) usque ad Tingin (Schousboe!) et Madeiram (Mandon!); in mari Mediterraneo (Gallia, Italia) et Adriatico (Grunow!); in oceano Pacifico ad insulam Saint-Paul (G. de l'Isle! Jelinek in herb. Grunow!).

Cette espèce, qui est très commune sur les rochers à la limite des hautes eaux, présente une foule de variations. La longueur et la grosseur des filaments oscille dans d'assez larges limites; les gaines sont plus ou moins épaisses, plus ou moins colorées; mais il nous a été impossible de reconnaître, parmi toutes ces formes, des variétés assez tranchées pour les signaler à part.

Nous rapportons au *Calothrix scopulorum* l'*Amphithrix crustacea* Crouan (e specim. auth.), le *Schizosiphon Mandoni* Martens et le *Schizosiphon Sowerbyanus* Crouan. Ces plantes sont encore très jeunes et mal caractérisées. Les deux premières sont entourées d'un gazon serré de filaments étrangers.

Nous croyons utile de reproduire ici le passage suivant donnant la description d'un mode particulier de multiplication du *Calothrix scopulorum* observé par M. Borzi (*loc. cit.*, p. 279).

Le *Calothrix scopulorum* vit quelques mois et disparaît en laissant à sa place une croûte blanchâtre, formée d'une gangue gélatineuse dans laquelle on trouve des productions de diverses sortes, de jeunes filaments de *C. scopulorum* provenant du développement des hormogonies et une grande quantité de cellules qui ressemblent complètement à des colonies de *Chroococcus*. Ces cellules proviennent de la transformation des articles inférieurs du *Calothrix*, qui, cessant de se diviser, augmentent de volume, deviennent sphéroïdaux et se dissocient par la résolution de la gaine en une gelée amorphe. La grosseur de ces cellules varie de 8-15 μ. Après s'être isolées, elles se coupent en deux et se divisent à plusieurs reprises dans les trois directions de l'espace. Les cellules deviennent d'autant plus petites que la division se répète un plus grand nombre de fois. Enfin ce mode de division s'arrête; alors chacune des cellules se divise successivement dans une seule direction et produit un filament dont le diamètre est en relation avec le diamètre de la cellule dont il provient. Les filaments issus des grosses cellules se développent régulièrement; les plus minces accomplissent rapidement leur végétation, sont de courte durée, ou bien s'allongent indéfiniment en restant toujours grêles, simples et obtus. Dans ce cas, ils restent mêlés

aux filaments flagelliformes normaux, et constituent ces productions filamenteuses semblables à des *Lyngbya* qu'on rencontre assez souvent parmi les touffes de *C. scopulorum* et qui semblent appartenir à une plante complètement différente.

8. C. Contarenii.

RIVULARIA CONTARENII Zanardini, in *Bibliotheca ital.*, **1839**, vol. 96, p. 134; *Sopra le Alghe del mare Adriatico*, Lettera seconda, p. 5, sec. specim. auth. in herb. Lenormand! ; — Meneghini, *Monographia Nostochinearum*, p. 141, tab. 17, fig. 2; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamen-Flora*, II, p. 92.

RIVULARIA MEDUSÆ Meneghini, *Lettera al Dott. Corinaldi*, **1840**, p. 1.

SCHIZOSIPHON CHÆTOPUS Kützing, *Phycologia generalis*, p. 234, **1843**; *Species Algar.*, p. 328; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 14, tab. 48, fig. V; e specim. auth. in herb. Bory!.

MASTICHONEMA CONTARENII Kützing, *Diagnosen und Bemerkungen zu neuen oder kritischen Algen*, in *Bot. Zeitung*, **1847**, p. 179; *Species Algar.*, p. 326; — Rabenhorst *Flora europ. Algar.*, II, p. 227.

Strato crustaceo compacto orbiculari, atro-viridi, nitido, lævi; filis densissime stipatis, parallelis, erectis, modice flexuosis, ad millimetrum altis, 9-15 μ crassis, basi decumbentibus incrassatis; vagina crassiuscula, achroa vel luteofusca, uniformi vel in ocreas lamellosas infundibuliformes pluries dilatata; trichomatibus 6-8 μ crassis, in pilum gracilem longe productis; articulis diametro brevioribus vel æqualibus; heterocystis 1-2 basilaribus (v. v.).

Hab. ad terram, rupes et palos ad limitem superiorem maris in freto Sundico (Dania circa Hafniam, ad munimentum « Tre Kroner », Hofman-Bang, in herb. Bory!), in oceano Atlantico ad oras Galliæ (Saint-Malo! Le Croisic! Biarritz!); in mari Mediterraneo (Spezia, Meneghini!) et Adriatico (Muggia, Hauck!).

Les filaments de cette plante et ceux du *C. scopulorum* se ressemblent beaucoup; toutefois ces derniers sont plus gros et plus crépus. Les deux espèces se distinguent principalement par la nature de la couche que leurs filaments forment sur le substratum. Le *C. Contarenii* se présente sous l'apparence de couches orbiculaires, lisses et luisantes, de consistance charnue, qui rappellent l'*Isactis plana*. Les tapis du *Calothrix scopulorum* sont plus lâches, d'aspect velu. Rarement, et cette circonstance se montre surtout dans les cas où ces tapis sont empâtés d'autres productions filamenteuses ou palmelloïdes, ils peuvent être déta-

chés sous forme de membrane. Ajoutons que, le plus souvent, le *C. Contarenii* croît sur la terre et sur le bois, le *C. scopulorum* sur les rochers et les murs.

Var. **spongiosa.**

Strato spongioso, superficie fasciculato, inæquali, *Calothricem pulvinatam* haud male referente.

Hab. rupibus maritimis adnata ad Touho, Novæ-Caledoniæ (Vieillard ! n° 2180).

Les filaments des exemplaires que nous avons examinés sont plus ou moins entremêlés de ceux d'un *Leptothrix* très fin. Dans ce cas, de même que dans tous ceux où un pareil mélange existe, il est facile d'obtenir des préparations qui répondent aux figures de certains *Amphithrix* et *Schizosiphon* représentés dans les *Tabulæ phycologicæ* de M. Kützing. Les gaines vides d'où les hormogonies se sont échappées contiennent des anneaux semblables à ceux qu'on trouve dans le *Calothrix confervicola* (Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 8, pl. 3).

9. **C. pulvinata** Agardh

Systema Algar., p. 71, **1824**, e specim. auth. in herb. Mus. Paris. ! ; — Thuret, *Essai de classif. des Nostochinées*, in *Annales des sc. naturelles*, 6e série, Bot., t. I, p. 281 ; — Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 61, pl. 39 ; — Farlow, Anderson et Eaton, *Algæ exsicc. Americæ borealis*, n° 50 ! ; — Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsiccatæ*, n° 575 !.

CERAMIUM PULVINATUM Mertens ! in Jürgens, *Alg. aquat.*, dec. IVa, n° 5, **1817**.

CALOTHRIX HYDNOIDES Harvey, in Hooker, *British Flora*, vol. II, p. 368, **1833** ; *Manual of the Brit. Algæ*, p. 158 ; *Phycologia britannica*, pl. 305 (non Harvey, *Australian Algæ*, n° 595, nec Sonder).

SYMPHYOSIPHON PULVINATUS Kützing, *Phycologia generalis*, p. 218, **1843** ; *Species Algar.*, p. 322 ; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 12, pl. 41, fig. IV ; — Suringar, *Observationes phycologicæ*, p. 39, partim (exclusis specim. sub n° 88 DDD inscriptis).

CALOTHRIX PANNOSA Harvey, *Manual of the British mar. Algæ*, p. 225, **1845** ; *Phycologia britannica*, pl. 76 (fig. pessima) ; — Mac' Calla, *Algæ hibernicæ*, II, n° 45 ; — Westendorp et Wallays, n° 893 ; — Lloyd, *Algues de l'Ouest*, n° 124 ; — Crouan, *Algues du Finistère*, n° 344 ! ; — (non C. Agardh, in *Aufzählung*, etc., *Flora*, X, p. 635, 1827, nec Naccari, *Algologia maris Adriatici*, p. 17, 1828).

SYMPHYOSIPHON GALLICUS Kützing, *Species Algar.*, p. 322, **1849** ; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 12, tab. 41, fig. II ; e specim. auth. in herb. Lenormand ! ; — Hohenacker, *Algæ marinæ siccatæ*, fasc. X, n° 458 *b* !.

SCHIZOSIPHON LENORMANDI Kützing, *Species Algar.*, p. 330, **1849** ; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 17, tab. 52, fig. II ; — Le Jolis, *Liste des Algues mar. de Cherbourg*, p. 31 *Algues mar. de Cherbourg*, n° 178 ! ; — Rabenhorst, *Algen*, n° 2130 ! ; — Crouan, *Florule du Finistère*, p. 116.

SCHIZOSIPHON PANNOSUM Crouan, *Algues marines du Finistère*, n° 344 !, **1852** ; *Florule du Finistère*, p. 116.

SYMPLOCA PANNOSUM Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, sér. II, fasc. III, n° 130!, **1854**.
SCHIZOSIPHON FASCICULATUS Crouan in Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, série II, fasc. XI, n° 549!, **1858** (non Le Jolis, nec Kützing).
SCHIZOSIPHON PULVINATUS Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 242, **1865**.
SCYTONEMA PANNOSUM Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 260, **1865**.
SCYTONEMA GALLICUM Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 262, **1865**.
SCHIZOSIPHON HYDNOIDES Crouan, *Florule du Finistère*, p. 116, **1867** (non *Algues mar. du Finistère*, n° 345).

Strato spongioso, poroso-fasciculato, superficie hirsuto, obscure viridi, exsiccatione sæpe in ærugineum colorem vergente, late expanso; filis erectis flexuosis, 2-3 millim. altis, 15–18 μ crassis, basi vix incrassatis, in fasciculos irregulares conglutinatis, parce pseudo-ramosis, ramis sæpius appositis; vagina crassa, firma, lamellosa, achroa vel fuscescente, ocreata; trichomatibus 8-12 μ crassis, olivaceis, in pilum perbrevem attenuatis, articulis diametro 2–3-plo brevioribus; hormogoniis 4-6-plo longioribus quam latis, sæpe intra vaginam evolutis (v. v.).

Hab. ad saxa, muros, terram, palos, Fucos, paulo infra limitem superiorem fluxus in mari Germanico (Agardh! in herb. Mus. Par.), in oceano Atlantico ad oras Britanniæ (Mc Calla! Cresswell!), Galliæ superioris et Americæ borealis (Wood's Holl, Mass., Farlow!).

Malgré la longue liste de synonymes énumérés ci-dessus, cette espèce est facile à reconnaître à l'œil nu; elle ne présente même pas de variations notables.

10. **C. parasitica** Thuret

Essai de classif. des Nostochinées, in *Ann. des sc. nat.*, 6e sér., Bot., **1875**, I, p. 381. — Bornet et Thuret, *Notes algol.*, p. 157, pl. 37, fig. 7-10; — Farlow, *Mar. Algæ of New-England*, p. 37.
RIVULARIA PARASITICA Chauvin, *Rech. sur l'organ., la fructif., etc., de plusieurs genres*, etc., p. 41, **1842**; — Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, sér. II, fasc. III, n° 142!.
SCHIZOSIPHON PARASITICUM Le Jolis, *Liste des Algues mar. de Cherbourg*, p. 30, **1863**; *Algues mar. de Cherbourg*, n° 237!; — Crouan, *Florule du Finistère*, p. 116.
GLŒOTRICHIA PARASITICA Rabenhorst, *Flor. europ. Algar.*, II, p. 205, **1865**.
Icon. De Notaris, *Algologiæ maris Ligustici Specimen*, p. 44, pl. XIV, fig. 2.

Filis gregariis inter fila peripherica *Nemalionis* immersis, æruginosis, exsiccatione haud mutatis, semi-millimetro vix

altis, 9-10 μ (raro 12-15 μ) in parte media crassis, basi curvatis bulbosis (bulbo usque ad 24 μ crasso); vagina tenui achroa, apice sæpius dilatata infundibuliformi; trichomatibus 7-8 μ crassis in pilum longissimum flexuosum attenuatis, articulis brevibus; heterocysta basilari; hormogoniis in vagina pluribus, 4-5-plo diametro longioribus (v. v.).

Hab. ad *Nemalion lubricum* et *multifidum* in oceano Atlantico ad littora Galliæ et Americæ borealis (Farlow!); in mari Mediterraneo ad oras Hispaniæ (Gibraltar, Schousboe!, Tarragone, Eydoux!), Galliæ et Italiæ (a Nicea ad Spediam, de Notaris), Sardiniæ (Marcucci, *Unio itineraria*, 1866, nº 42).

La plante américaine récoltée à Newport, R.-I. par M. Farlow, a les filaments plus gros que la forme commune en Europe.

11. C. **æruginea** Thuret

Essai de classific. des Nostochinées, p. 10, **1875**, in *Ann. des sc. nat.*, 6e série, Bot. I, p. 382; — Bornet et Thuret, *Notes algol.*, p. 157, pl. 37; — Holmes, *New British mar. Algæ*, in *Grevillea*, vol. X, p. 110.

CALOTHRIX CONFERVICOLA Kützing, *Actien!*, **1836**.

LEIBLEINIA ÆRUGINEA Kützing, *Phycologia gener.*, p. 221, **1843**; *Spec. Algar.*, p. 276; *Tabulæ phycolog.*, I, p. 46, tab. 83, fig. I; — Le Jolis, *Liste des Alg. mar. de Cherbourg*, p. 30; *Alg. mar. de Cherbourg*, nº 253!; — Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, sér. II, nº 540!.

LYNGBYA CONFERVICOLA Hohenacker, *Alg. mar. sicc.*, nº 52, **1852**; — Zanardini, *Plant. maris Rubri Enum.*, p. 90, e specim.!.

LEIBLEINIA FLACCIDA Crouan in Schramm et Mazé, *Alg. de la Guadeloupe*, p. 30, **1865**; édit. autograph., p. 71, e specim. (non Lenormand)!.

LYNGBYA NEMALIONIS Crouan, *Florule du Finistère*, p. 114, **1867**; Mazé et Schramm, *Alg. de la Guadeloupe*, p. 20, e specim.!.

Filis gregariis Algas majores velamine subcontinuo superficiali obducentibus, læte-æruginosis, exsiccatione haud mutatis, semi-millimetro altis, 9-10 μ (rarius ad 12 μ), crassis, basi decumbentibus, paulisper incrassatis; vagina pro ratione crassa, sæpissime tota achroa, rarius inferne lutea, uniformi, molli, in summa parte gelatinosa; trichomatibus 7-9 μ crassis in pilum longe productum attenuatis, articulis brevibus; heterocystis basilaribus 1-2 et intercalaribus paucis vel nullis; hormogoniis intra vaginam numerosis, 4-6-plo longioribus quam latis (v. v.).

Hab. in Algis variis imprimis filiformibus, in oceano Atlantico ad oras Galliæ, Hispaniæ (Liebetruth in herb. Grunow!), Madeiræ (Liebetruth in herb. Grunow!) et insularum Canariensium (Despréaux in herb. Bory!); in mari Antillarum (Guadeloupe, etc., herb. Crouan!, Tortugas, Farlow!); in mari Mediterraneo (Port-Vendres, Flahault!) et rubro (Portier in herb. Grunow!); in oceano Pacifico (Tongatabu, Græffe in herb. Grunow!) et australi (Port Denison, Australiæ orientalis, Amal. Dietrich in herb. Grunow!); ad insulas Falkland (Bérard!).

Bien que souvent confondu avec le *Calothrix confervicola*, ce n'est pourtant pas de cette espèce que le *Calothrix æruginea* se rapproche le plus et qu'il est le plus difficile de le distinguer. Lorsque la plante est vigoureuse et que les hétérocystes intercalaires sont nombreux, la ressemblance avec le *Cal. crustacea* est tellement étroite qu'il est à peine possible de l'en distinguer avec certitude. La difficulté n'existe pas lorsque les filaments sont dépourvus d'hétérocystes intercalaires, circonstance qui est loin d'être exceptionnelle; des récoltes entières n'en présentent aucune trace.

12. C. **crustacea** Thuret

Notes algologiques, fasc. I, p. 13-16, tab. IV, **1878**; — Holmes, *New British marin. Algæ*, in *Grevillea*, X, p. 110; — Farlow, *Marine Algæ of New-England*, p. 361; — Farlow, Anderson et Eaton, *Algæ exsiccat. Americæ boreal.*, n° 49!; — Schousboe, *Algæ Schousboeanæ*, n°s 32 et 33!; — Lloyd, *Algues de l'Ouest*, n° 385!; — Borzi, *Morfologia*, etc., in *N. Giorn. bot. ital.*, XIV, p. 274, tab. XVI, fig. 1-3.

THOREA VIRIDIS Bory, *Mémoire sur un nouveau genre de la cryptogamie aquatique nommé* Thorea, p. 11 (*Annales du Muséum*, **1808**, XII), e specimine authentico!.

SCHIZOSIPHON SCOPULORUM Kützing, in *Actien*, **1836** (specim. Genuæ lectum, in herb. Grunow!).

SCHIZOSIPHON LUTESCENS Kützing, *Phycologia general.*, p. 233, **1843**; *Species Algar.*, p. 327; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 14, tab. 48, fig. 1; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 87; *Flora europ. Algar.*, II, p. 240.

SCHIZOSIPHON LASIOPUS Kützing, *Phycologia general.*, p. 234, **1843**; *Phycologia german.*, p. 184; *Species Algar.*, p. 328; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 15, tab. 49, fig. V; Le Jolis, *Liste des Algues mar. de Cherbourg*, p. 30; *Alg. mar. de Cherbourg*, n° 219!; — Rabenhorst, *Flora europæa Algarum*, II, p. 241; *Algen*, n° 2129!.

SCHIZOSIPHON FASCICULATUS Le Jolis, *Liste des Algues mar. de Cherbourg*, p. 31!, **1863** (non Kützing, nec Crouan).

SCHIZOSIPHON PILOSUS Crouan in Mazé et Schramm, *Algues de la Guadeloupe*, p. 31, **1870-1877**, e specim. in herb. Thuret sub n° 356!.

LEIBLEINIA AUSTRALIS Kützing, ex ipso! in herb. Grunow.

Strato cæspitoso velutino late expanso, atro-viridi vel fusco;

filis erectis, dense constipatis, rectis, 1 à 2 millim. altis, 12-20 μ rarius usque ad 40 μ crassis, basi parum incrassatis; vagina crassiuscula, achroa vel luteo-fusca, in filis majoribus lamellosa, pluries ocreata, ocreis sursum varie dilatatis; trichomatibus olivaceis 8-15 μ crassis, apice in pilum longe productis; articulis brevibus; heterocystis basilaribus (1-3) et intercalaribus (sæpius numerosis); hormogoniis in vagina plurimis, 4-5-plo longioribus quam latis, sporis (ex Borzi) seriatis, oblongo-cylindraceis, lævibus (v. v.).

Hab. ad rupes, rarius ad Fucos, folia *Zosteræ*, *Ruppiæ*, in oceano Atlantico ab oris Angliæ, Galliæ (Cherbourg!) usque ad Tingin (Schousboe!), ad littora Americæ fœderatæ (Eaton! Farlow!) et Antillarum (Guadeloupe, Mazé et Schramm, n°s 137 et 356!); in mari Mediterraneo, ad insulas Balearicas (Minorca, Rodriguez!), ad littora Galliæ (Banyuls, Antibes!) et Italiæ; in mari Adriatico (Hauck!); in oceano Pacifico ad oras Japoniæ (herb. Grunow!) et Novæ-Caledoniæ (Grunow!).

Parmi les nombreuses variations que présente cette espèce et que lient des intermédiaires sans nombre, deux nous semblent plus particulièrement appeler l'attention. L'une croît sur les Algues habitant les rochers où se plaît le *C. crustacea*, comme les jeunes *Fucus*, les *Cladophora*, ou bien sur les feuilles de diverses Phanérogames marines. Cette forme présente une très grande ressemblance avec le *C. æruginea*, et, lorsqu'elle est jeune, la distinction n'est rien moins qu'assurée. Plus tard, la grosseur et la grandeur des filaments, le nombre des hétérocystes qui interrompent la continuité du trichome, la coloration des gaines laissent peu de place à l'hésitation.

La seconde forme se rencontre sur les rochers ensoleillés de l'Europe méridionale et principalement dans la Méditerranée. Les filaments deviennent très épais, raides, très foncés de couleur, presque opaques. Cette forme, que nous connaissons pour l'avoir observée à Banyuls (Pyr.-Orient.) représente probablement la forme que M. Kützing a distinguée sous le nom de *Schizosiphon crassus* (*Species Algar.*, p. 329; *Tabulæ phycol.*, II, p. 15, tab. 50, fig. III).

D'après M. Borzi, qui a le premier découvert des spores dans le genre *Calothrix*, les spores du *C. crustacea* ressemblent à celles des *Gloiotrichia* et germent de la même manière (*loc. cit.*, p. 277).

L'échantillon original du *Thorea viridis* Bory est un *Cladophora* dont

les filaments sont hérissés de *Calothrix crustacea*. Bory, qui a lui-même reconnu sa méprise (*Dictionnaire class. d'hist. nat.*, vol. 16, p. 234), a écrit sur l'échantillon : « type de l'erreur ».

13. C. **prolifera** Flahault mscr.

Strato expanso velutino fusco-viridi; filis 2 millim. altis, 15-18 μ crassis, parum flexuosis, basi curvatis sensim incrassatis, passim pseudo-ramosis, ramis in modum *Tolypotrichum* (id est sub heterocysta) egredientibus; vagina crassa, lamellosa, firma, pluries ocreata, ocreis dilatatis laceris, superne achroa, inferne lutea; trichomatibus 8-12 μ crassis, læte ærugineis, apice in pilum attenuatis, articulis brevibus diametro 3-4-plo brevioribus; heterocystis basilaribus (1-2) et intercalaribus (pluribus) (v. v.).

Hab. ad rupes maritimas maris Mediterranei ad littora Galliæ (Banyuls, Flahault !).

Il est possible que cette Algue ne soit qu'un état particulier du *Calothrix crustacea*. Elle n'en diffère que par la ramification. Les rameaux sortent immédiatement au-dessous d'un hétérocyste intercalaire, sans modifier la direction du fragment supérieur et sont plus courts et plus grêles que ce fragment. Par cette disposition, non moins que par la nature de la gaine, la couleur du trichome et les nombreux hétérocystes intercalaires, cette Algue s'éloigne du *C. vivipara* Harvey.

14. C. **fasciculata** Agardh

Systema Algar., p. 71, **1824**, e spec. in herb. Mus. Par. ! ;. — Harvey, in Hooker's *British Flora*, II, p. 368; *Manual of the British Algæ*, p. 157; *Phycologia britann.*, tab. LVIII, A (syn. dubium).

CALOTHRIX SCOPULORUM Areschoug, *Algæ Scandinavic. exsicc.*, n°s 23 et 139 !; *Phyceæ scandinav. marinæ*, p. 212, **1842**; — Wittrock et Nordstedt, *Alg. aq. dulc. exsicc.*, n° 191 !.

SCHIZOSIPHON FASCICULATUS Kützing !, *Species Algarum*, p. 330, **1849**; *Tabulæ phycol.*, II, p. 17, tab. 53, fig. I (fig. bona); — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 242; *Alg.*, n° 1869 ! (non Le Jolis, nec Crouan).

Strato cæspitoso velutino expanso, atrovirescenti, filis erectis, parum flexuosis, 2-3 millim. altis, 12-21 μ crassis, basi paulisper incrassatis, juvenilibus simplicibus, adultis

pseudo-ramosis; ramis duplici modo formatis, his sparsim lateraliter egredientibus, solitariis vel geminatis, illis ad mediam partem filorum unilateraliter fasciculato-congestis; vagina sat crassa, lamellosa, firma, uniformi vel ocreata, achroa vel provectiore ætate luteo-fusca; trichomatibus 8-12 μ crassis, ærugineis, apice in pilum attenuatis, articulis 2-3-plo diametro brevioribus; heterocystis basilaribus, et, in filis adultis, intercalaribus paucis vel pluribus (v. v.).

Hab. in scopulis maris Bahusiæ (Areschoug!) et sinus Codani (Agardh!).

Le *Calothrix scopulorum* et le *C. fasciculata* ont une si grande ressemblance de port et de structure qu'on a pu facilement les regarder comme des variétés d'une même espèce. Cependant, si l'on considère que les trichomes sont très fréquemment entrecoupés par des hétérocystes intercalaires dans la forme rameuse, tandis qu'ils n'en présentent que très rarement dans la forme à filaments simples, on sera conduit à tenir ces deux formes comme spécifiquement distinctes et à rapprocher le *C. fasciculata* du *C. crustacea* plutôt que du *C. scopulorum.*

Des échantillons originaux de *C. scopulorum* et de *C. fasciculata* provenant de C. Agardh ont servi de base aux diagnoses que nous donnons de ces deux espèces. Les renvois synonymiques qu'Agardh a faits à l'*Hydrophytologia danica* de Lyngbye, à propos du *C. fasciculata*, ne sont pas d'accord avec les exemplaires authentiques que nous avons en herbier. Sous le nom d'*Oscillatoria scopulorum*, Lyngbye, Hoffman-Bang et Hornemann ont envoyé à Bory de Saint-Vincent le *C. scopulorum* et non le *C. fasciculata.*

15. **C. vivipara** Harvey

Nereis Boreali-Americana, III, p. 106, **1858**, e specim. in herb. Lenormand!; — Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 159; — Farlow, *Marine Algæ of New-England*, p. 37.

Strato late expanso velutino, atro-viridi; filis basi decumbentibus intricatis demum erectis, 3-5 millim. altis, 12-24 μ crassis, parum flexuosis pseudo-ramosis, ramis in modum *Scytonematum* geminatim egredientibus; vagina crassa, gelatinosa, uniformi, luteo-fusca, subopaca; trichomatibus 9-15 μ crassis a basi ad apicem longissime attenuatis, in pilum pro-

ductis, olivaceis, articulis diametro brevioribus vel æqualibus; heterocystis basilaribus et intercalaribus paucis (v. s.).

Hab. ad rupes marinas Americæ fœderatæ (Harvey! Farlow!) et Terræ-Novæ.

Harvey, tout en distinguant cette plante comme espèce, émet l'opinion qu'elle n'est peut-être qu'une forme vivipare du *Cal. scopulorum*. Elle a en effet beaucoup de caractères communs avec cette Algue; cependant elle est plus grande; ses filaments, qui paraissent de plus longue durée que ceux du *Cal. scopulorum*, sont souvent décombants, entrelacés à la base et assez fréquemment interrompus par des hétérocystes. Des rameaux géminés sortent vers le milieu de l'intervalle compris entre ces hétérocystes et se rencontrent assez souvent pour justifier la distinction spécifique de ce *Calothrix* et le nom que Harvey lui a donné.

Nous signalerons l'existence d'une certaine analogie dans le mode de végétation intercalaire des *Cal. vivipara* et *pilosa;* mais le premier se distingue aisément du second par ses filaments, dont les deux extrémités sont dissemblables.

16. **C. pilosa** Harvey

Nereis Boreali-Americana, pars III, p. 106, tab. 48, C, **1858**, e specim. auth. in herb. Lenormand!

LYNGBYA CONTEXTA Harvey, *Friendly Island Algæ*, n° 114! **1857**.

CALOTHRIX DURA Harvey, *Nereis Boreali-Americana*, pars III, p. 107, tab. 48, D, **1858**, e specim. auth. in herb. Lenormand!

SCYTONEMA SUBMARINUM Crouan in Mazé et Schramm, *Algues de la Guadeloupe*, 2[e] éd., p. 33, **1866**, e specim. auth. in herb. Thuret!

SCYTONEMA CLEVEI Grunow, Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 146, **1880**.

Strato cæspitoso late expanso, nigro vel obscure ærugineo, piloso; filis basi intertextis decumbentibus utrinque erectis elongatis rigidis, liberis vel in fasciculos lateraliter concretis, 2-10 mill. altis, sursum sensim incrassatis, 10-40 μ crassis; vagina dura, crassa, primum aurea, demum luteo-fusca subopaca uniformi; trichomatibus 10-20 μ crassis, olivaceo-fuscis, superne breviter attenuatis cellula hemisphærica (pili locum tenente) terminatis, heterocystis hinc illinc interruptis (v. s.).

Hab. in mari Mexicano (Key West, Harvey), in mari Antillarum (Tortola, Cleve in herb. Grunow!, Guadeloupe, Duchassaing in herb. Grunow! Mazé et Schramm in herb. Thuret); ad littora maris Rubri (El Tor, Frauenfeld in herb. Grunow!);

in oceano Pacifico ad insulas Amicorum (Harvey!), et Mauritii (de Robillard! in herb. Thuret).

Nous n'avons pas su trouver de différence sérieuse entre les *Calothrix pilosa* et *dura*. Harvey lui-même, auteur de ces deux espèces, admettait que le *Cal. dura* n'est peut-être qu'un état particulier du *C. pilosa*.

Malgré l'identité de nom spécifique, le *Cal. pilosa* Harvey et le *Schizosiphon pilosus* Crouan (Mazé et Schramm, *Algues de la Guadeloupe*, 2ᵉ édit., p. 31) appartiennent à des espèces très différentes. Le *Schizosiphon pilosus* Crouan ne se distingue pas du *Cal. crustacea*.

Le *Cal. pilosa* se reconnaît à la simple vue par ses filaments noirs et rigides qui ont l'aspect de poils rudes ou de crins. L'extrémité des trichomes est atténuée en cône, mais ne se prolonge pas en poil : la cellule terminale a la forme d'un bouton hémisphérique jaunâtre, pauvre en contenu cellulaire. La même particularité se rencontre dans le *Calothrix pulvinata* des côtes d'Europe ; elle semble déterminée par une cause identique, la station de la plante sur les rochers souvent émergés.

Le premier nom publié de cette espèce est celui de *Lyngbya contexta*, que porte l'échantillon n° 114 des Algues des îles des Amis, distribuées en 1857 par Harvey ; mais nous ne pensons pas qu'aucune description de ce *Lyngbya* ait été donnée par l'auteur.

17. **C. fusca**

MASTICHOTHRIX FUSCA Kützing, *Phycologia general.*, p. 232, **1843**; *Species Algar.*, p. 325; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 13, tab. 45, fig. V; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 226; *Algen*, n° 1499!; — Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, p. 220.

MASTICHOTHRIX ÆRUGINEA Kützing, *Phycologia general.*, p. 232, **1843**; *Species Algar.*, p. 326; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 13, tab. 45, fig. VI; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 226; *Algen*, n° 2157!; — Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, p. 220.

MASTICHOTHRIX LONGISSIMA Crouan in Mazé et Schramm, *Algues de la Guadeloupe*, p. 31, **1877**.

Filis sparsis gregariisve, intra thallum gelatinosum Algarum nidulantibus, 2-3 decimillim. altis, 10-12 μ crassis, basi decurvatis bulboso-inflatis (bulbo 15 μ crasso); vagina crassiuscula achroa, apice gelatinosa diffluente; trichomatibus 7-8 μ crassis, in pilum longe productis, articulis brevibus; heterocystis 1-2 basilaribus (v. s.).

Hab. in aqua dulci in *Batrachospermo*, *Chætophora*, Palmellaceis, *Nostoc*, in Galliâ (Falaise Brébisson!), etc., in

Germania (Fribourg, Braun! Leipzig, Richter! Peterwitz, Bleisch! Wolgast (herb. Grunow!); in insulis Antillarum, Guadeloupe (Conquérant!).

Les deux plantes décrites par M. Kützing nous semblent parfaitement identiques. Il est à peine possible de les distinguer du *C. parasitica* Thuret. Tout au plus peut-on reconnaître que la base du filament est moins renflée que dans la plante marine.

Nous avons rencontré, dans l'herbier de Brébisson, quelques filaments isolés et clairsemés d'une plante que nous ne pouvons distinguer du *C. fusca*.

18. C. stellaris

Filis sparsis vel gregariis, stellatim radiantibus, a basi incrassato-bulbosa sensim attenuatis, in media parte 10-12 μ crassis, falcato-incurvis, basi curvatis; vagina tenui arcta, uniformi, hyalina; trichomatibus ærugineis, 6-7 μ crassis, apice in pilum tenuem productis, articulis diametro semi-brevioribus, geniculis haud contractis; heterocystis basilaribus 1-3 (v. s.).

Hab. in aquis stagnantibus in paludibus Americæ australis prope Montevideo; mense martio 1884, leg. J. Arechavaleta.

19. C. adscendens

MASTICHONEMA ADSCENDENS Nægeli, sec. Al. Braun in herb. Thuret.

Filis sparsis vel gregariis, læte ærugineis (in sicco), 1 millim. altis, 18-24 μ crassis, a basi ad apicem attenuatis; vagina crassa, gelatinosa, lamellosa, demum ocreata hyalina; trichomatibus in parte media 12 μ crassis, articulis diametro æquilongis vel semi-brevioribus; heterocysta basilari (v. v.).

Hab. ad Muscos aquaticos in paludosis Galliæ! et Germaniæ (Moabit prope Berolinum, A. Braun! in herb. Thuret).

Cette espèce a beaucoup de caractères communs avec le *C. confervicola* Agardh; elle s'en distingue par son habitat, sa couleur et ses fila-

ments, qui vont s'amincissant régulièrement de la base au sommet, au lieu d'être cylindriques dans la plus grande partie de leur longueur ; et par ses gaines, qui sont bien plus fréquemment lamelleuses et disposées en entonnoirs superposés.

20. **C. parietina** Thuret

Essai de classification des Nostochinées, in *Ann. des sc. nat.*, Bot., 6e série, I, p. 381, **1875**.

SCYTONEMA SALINUM Kützing, in *Actien !*, **1836** ; *Algar. aquæ dulcis Decades*, n° 136.

MASTICHONEMA CÆSPITOSUM Kützing, *Phycologia german.*, p. 184, **1845** ; *Species Algar.*, p. 326 ; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 14, tab. 46, fig. III ; — Martens, *A fourth List of Bengal Algæ*, p. 258 (?) ; — Rabenhorst, *Flora europ. Algarum*, II, p. 226 ; *Algen*, n° 871 ! ; — Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, p. 221 (?), non Al. Braun.

SCHIZOSIPHON SALINUS Kützing, *Phycologia german.*, p. 184, **1845** ; *Species Algar.*, p. 327 ; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 14, tab. 47, fig. VI ; — Rabenhorst, *Algen*, n° 609 ! — (non Kützing, *Alg. aq. dulcis Dec.*, n° 136).

SCHIZOSIPHON DECOLORATUS Nægeli in Kützing, *Species Algar.*, p. 327, **1849** ; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 14, tab. 47, fig. II ; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 233.

SCHIZOSIPHON PARIETINUS Nægeli in Kützing, *Species Algar.*, p. 327, **1849** ; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 14, tab. 48, fig. III, e sp. authent. in herb. Mus. Par. ! ; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 235 ; — Kurz, *Algæ collected in Arracan and British Burma* (*Journal of the Asiatic Society of Bengal*, vol. XLII, p. 17 p. 181).

SCHIZOSIPHON CRUSTIFORMIS Nægeli in Kützing, *Species Algar.*, p. 328, **1849** ; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 14, tab. 49, fig. II (figura pessim.) ? ; — Marcucci, *Unio itineraria cryptog.*, XXIII *b* ! (in herb. Mus. Paris.) ! ; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 233, non *Algen*, n° 1124 ; — Piccone, *Florula algolog. della Sardegna*, in *N. Giorn. bot. ital.*, X, 1878, p. 315.

SCHIZOSIPHON SABULICOLA Al. Braun in Kützing, *Species Algar.*, p. 394, **1849**, e specim. authent. in herb. Mus. Par. ! — (non Hilse).

SCHIZOSIPHON HIRUDINOSUS Cesati in Rabenhorst, *Algen*, n° 534 ! **1856**.

MASTICHONEMA PLUVIALE Al. Braun, in Rabenhorst, *Algen*, n° 647 et (647), **1857** ! *Flora europea Algar.*, II, p. 227 ; — Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, p. 221.

MASTICHONEMA PLUVIALE, var. Kemmleri Rabenhorst, *Algen*, n° 733 ! **1858** ; *Flora Europ. Algar.*, p. 227

SCHIZOSIPHON AFFINIS Rabenhorst, *Algen*, n° 1039 ! **1861**.

SCHIZOSIPHON GRACILIS Hilse in Rabenhorst, *Algen*, n° 1770 ! **1865**.

CALOTHRIX SABULICOLA Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, p. 280, **1878**.

Filis sparsis vel in stratum crustaceum tenue fuscum nigrescensve aggregatis, a quarta parte millimetri usque ad millimetrum altis, erectis seu decumbentibus, longioribus flexuoso-contortis, 10-12 μ ubique crassis, vel ima basi incrassatis ; vagina arcta, pro ratione crassiuscula, luteo-fusca, subopaca fragili, nunc uniformi, nunc pluries ocreata, ocreis sursum ampliatis laciniatis ; trichomatibus pallide olivaceis

5-10 μ crassis, apice in pilum tenuem (1 μ) productis, articulis brevibus 2–3-plo latioribus quam longis; heterocysta basilari latiuscula, heterocystis intercalaribus perraris; hormogoniis in vagina eodem tempore paucis, diametro triplo longioribus (v. v.).

Hab. ad terram, muros, ligna, saxa in locis humidis vel inundatis, etiam subsalsis per Galliam! Germaniam (Kützing! Braun! Grunow! Rabenhorst's Algen!), Helvetiam (Nægeli!), Italiam (Cesati! Hauck!) et Americam borealem (Farlow!).

Il nous a été impossible de découvrir des limites précises entre les nombreuses formes que nous réunissons sous la dénomination spécifique de *Cal. parietina*. Dans plusieurs cas, les plantes ne sont pas en état complet; ainsi le *Mastichonema cæspitosum* Rabenhorst (*Alg. Sachs.*, n° 871) est une très jeune plante qui commence à se développer; le *Schizosiphon salinus* Kützing est une plante mal développée, dont les filaments sont disséminés dans un magma de *Microcoleus* et de Chroococcacées gélatineuses. Le *Mastichonema pluviale* Braun et le *Schizosiphon hirudinosus* Cesati in Rabenhorst (*Alg.*, n° 534) sont également des plantes jeunes, mais plus avancées et plus vigoureuses; aucun de leurs filaments n'a atteint la période de multiplication; tous sont terminés en poil. Sous le nom de *Schizosiphon affinis*, changé dans le *Flora europæa Algarum* en celui de *S. rufescens*, Rabenhorst a publié des échantillons, récoltés par Hilse, dans lesquels, au milieu d'un substratum d'*Hypheothrix*, sont disséminés des filaments qui semblent pouvoir être rapportés à cette espèce. Dans le *Schizosiphon parietinus* Nægeli! et le *Mastichonema parietina* Rabenhorst (n° 647), les filaments sont longs et crépus; les gaines, ouvertes au sommet, laissent échapper les hormogonies, mais les filaments jeunes, disséminés entre les autres, ne sauraient être distingués de ceux dont il a été question précédemment.

Il est plus que douteux que le *Schizosiphon crustiformis* publié par Rabenhorst (*Alg.*, n° 1124), et par M. Marcucci (*Unio itin. cryptog.*, 1866, n° 23), soit la plante qui est décrite et figurée sous ce nom par M. Kützing. Les deux séries d'échantillons sont composées d'un mélange de plusieurs plantes empâtées de calcaire. La masse prédominante est constituée par un *Hypheothrix*, entre les filaments duquel végètent des *Scytonema* et des *Calothrix*. Dans les exemplaires distribués par Rabenhorst, le *Calothrix gypsophila* Thuret est assez abondant; quelques filaments de *C. parietina* s'y rencontrent aussi, mais en bien moins grande quantité.

21. C. **Braunii**

MASTICHONEMA CÆSPITOSUM Al. Braun in herb. Lenormand!, in herb. Grunow! et in herb. Mus. Par. (pro parte)! — non Kützing.

Strato cæspitoso velutino ærugineo; filis dense stipatis, parallelis, rectis, semi-millim. longis, 9-10 μ crassis, basi curvatis incrassatis; vagina tenui arcta, achroa uniformi; trichomatibus 6-7 μ crassis, æqualibus, in pilum longissimum attenuatis, sæpe torulosis, articulis diametro paulo brevioribus; heterocysta basilari (v. s.).

Hab. ad ligna? submersa in Germania (Donaueschingen [Baden], Braun!), Tegelsee prope Berolinum Braun! (in herb. Mus. Par.); ad caules plantarum Daniæ (Seeland, Nordstedt !).

Par ses filaments droits et serrés, cette espèce rappelle le *Schizothrix lacustris*. Elle diffère beaucoup de celle que M. Kützing a décrite sous le nom de *Mastichonema cæspitosum* et que Rabenhorst a publiée, également sous le même nom, au numéro 871, de ses *Algen Sachsens*. Ces deux *Mastichonema* ne diffèrent pas du *Calothrix parietina* Thuret.

En réunissant, comme nous avons été amenés à le faire, le genre *Mastichonema* au genre *Calothrix*, nous devons supprimer l'épithète *cæspitosum*, que Braun a donnée à l'espèce dont nous nous occupons. La conserver, serait introduire une source inépuisable de confusions dans le genre *Calothrix*, où l'on a déjà décrit sous la dénomination de *C. cæspitosa*, deux espèces différentes de la précédente et différentes entre elles. La première de ces espèces a été établie par M. Kützing, pour une Algue découverte par A. Braun, dans le Titisee près de Fribourg-en-Brisgau, qui rentre dans le genre *Desmonema*. La seconde a été distribuée par Rabenhorst (*Algen Europa's*, n° 1215); nous la plaçons dans le genre *Dichothrix* (*D. Nordstedtii*).

22. C. **thermalis** Hansgirg

Beiträge zur Kenntniss der böhmisch. Thermalalgenflora (*Oesterr. Bot. Zeitschrift*, XXXIV, **1884**, p. 279).

MASTICHONEMA THERMALE Schwabe, in *Linnæa*, **1837**, p. 112, c spec. authent. in herb. Grunow ! ; — Kützing, *Species Algar.*, p. 326; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 13, tab. 46,

fig. I, e spec. authent. in herb. Lenormand et Mus. Par. ! ; — Cohn, *Ueber die Algen der Karlsbader Sprudels*, in *Abhandl. der schles. Gesellsch. für vaterländ. Cultur.* (Naturwissensch.-medic. Abtheil., 1862, Heft II, p. 39); — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 228 ; — Brügger, *Bündner Algæ*, p. 265.

Strato mucoso lævi, saturate olivaceo-viridi, exsiccatione æruginoso, plus minus expanso; filis intricatis, flexuosis, usque ad 3 millim. longis, dense approximatis, 8-10 μ crassis basi incrassatis; vagina crassiuscula, uniformi, hyalina, interdum basi lutescente; trichomatibus ærugineis, 5-8 μ crassis, apice in pilum longe productis, passim torulosis; articulis diametro æqualibus vel usque ad 3-plo brevioribus; heterocystis basilaribus et (paucis) intercalaribus (v. s.).

Hab. in thermis Bohemiæ (Carlsbad, Schwabe!) et Italiæ superioris (Bormio, fide Brügger).

Les filaments de l'échantillon original de Schwabe sont entremêlés de fines concrétions calcaires; ce sont les plus longs que nous ayons vus. Beaucoup d'entre eux présentent des hétérocystes intercalaires de grandeurs très inégales. Les exemplaires provenant d'autres collecteurs sont d'un vert moins clair, plus courts et plus fortement ondulés.

23. **C. Castellii**

SYMPHYOSIPHON CASTELLII Massalongo in *Flora*, **1855**, n° 16, p. 243 et tab. III (fig. pessima); in Rabenhorst, *Algen*, n° 589 ! ; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 261.

Strato spongioso-pulvinato, late expanso, superficie lacunoso-hirto, sordide æruginoso; filis 4-8 millim. altis, curvato-flexuosis, dense constipatis, passim agglutinatis, erectis, 12-13 μ crassis, basi decumbentibus, bulboso-incrassatis; vagina tenui, arcta, firma, uniformi, hyalina vel luteola; trichomatibus 8-10 μ crassis, in pilum longissime attenuatis, articulis diametro 2-4-plo brevioribus; heterocysta basilari (v. s.).

Hab. ad ligna vetusta in aquis thermalibus in oppido Calderario (vulgo Cadliero), prov. Veronensis, Italiæ, ubi eam detexit Massalongo.

Par son aspect extérieur, cette plante rappelle le *C. pulvinata*

Agardh ; par la structure des filaments, elle se rapproche du *C. confervicola* du même auteur.

SPECIES INQUIRENDÆ

Calothrix ambigua Meneghini sec. Zanardini, *Synopsis Algarum maris Adriatici*, p. 45, 1841.
— **brevis** Liebman, *Algologiske Bidrag*, 1841, p. 491.
— **Caulerpæ** Zanardini, *Algæ novæ maris rubri*, in *Flora*, 1851, p. 38.
— **cyanea** J. Agardh, *Nya Alger från Mexico*, 1847.
— **elongata** Zanardini, *Saggio di classificazione naturale delle Ficee*, etc., p. 63, n° 266, 1843.
— **Hosfordii** Wolle in *Bulletin of Torrey Club*, 1881, p. 38.
— **indica** Montagne, VI° *Centurie de plantes cellulaires nouvelles*, n° 73, 1849.
— **lacucola** Wolle, in *Bulletin of Torrey Club*, 1881, p. 39.
— **maculæformis** Zanardini, *Phycearum indicar. Pugillus*, p. 29, tab. XI, *A*, fig. 1-2, 1872.
— **maxima** Martens, *Notes on some Javanese Algæ*, p. 183, 1870.
— **Meneghiniana** Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, I, Algen, p. 220, 1878.
— **minutissima** Moris et de Notaris, *Florula Caprariæ*, p. 104, 1839.
— **mutabilis** Zanardini sec. Frauenfeld, *Algen der dalmatischen Küste*, p. 5, 1855.
— **nivea** Agardh, *Systema Algar.*, p. 70, 1824.
— **pannosa** C. Agardh, *Aufzählung einig. in den österr. Länd. aufgefundener Algen*, in *Flora*, 1827, n° 42.
— **pulchra** Kützing, *Species Algar.*, p. 311, 1849; *Tabul. phycologicæ*, II, p. 8, tab. 29, fig. I.
— **purpurea** Meneghini sec. Frauenfeld, *Algen der dalmatischen Küste*, p. 5, 1855.
— **rufescens** Harvey, in Hooker's *British Flora*, II, p. 368.
— **sordida** Zanardini, *Saggio di classificazione naturale delle Ficee*, p. 63, n° 267, 1843.
— **stellulata** Zanardini, *Sopra le Alghe del mare Adriatico*, Lettera seconda, p. 8. 1840.
— **violacea** Zanardini, *Saggio di classificazione naturale delle Ficee*, p. 64, n° 269, 1843.

SPECIES EXCLUDENDÆ

Calothrix sp. Harvey, *Australian Algæ*, n° 598 = *Microcoleus* sp.
— *ægagropila* Kützing, *Algar. aquæ dulcis Dec.*, n° 7, 1833; *Spec. Algar.*, p. 213 = *Tolypothrix lanata* Wartmann.
— *Agardhii* Crouan, *Florule du Finistère*, p. 118, tab. III, fig. 28, 1867 = *Lyngbya gracilis* Meneghini.
— *Berkeleyana* Carmichael, in Hooker's *British Flora*, p. 367, 1833; Kützing, *Spec. Alg.*, p. 315 = *Tolypothrix pygmæa* Kützing.
— *Brebissonii* Kützing, *Spec. Alg.*, p. 312, 1849; Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, série II, n° 135; Mougeot et Nestler, *Stirpes vogeso-rhenan.*, n° 1369 = *Plectonema mirabile* Thuret.
— *cæspitosa* Kützing, *Species Algar.*, p. 312, 1849; *Tabulæ phycologic.*, II, p. 30; Rabenhorst, *Algen*, n° 852; = *Desmonema Wrangelii* nob.
— *cæspitosa* Rabenhorst, *Algen*, n° 2315, 1872 = *Dichothrix Nordstedtii* nob.
— *cæspitula* Harvey, *Australian Algæ*, n° 595; *Some account of the marine Botany of the Colony of Western Australia*, 1854 = *Microcoleus* sp.

Calothrix caribæa Rabenhorst, *Algen*, n° 2362 = *Scytonema* sp.
— *Cesatii* Rabenhorst, *Algen*, n° 428 = *Dichothrix Orsiniana* nob.
— *coactilis* Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 84, 1847 = *Tolypothrix lanata* Wartmann.
— *comoides* Harvey, *Australian Algæ*, n° 598 = *Microcoleus* sp.
— *conferta* Crouan, in Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, 2e édit., p. 36, 1870-77; collect. n° 587 = *Scytonema Hofmanni*, Ag. var.
— *Cresswellii* Harvey, *Phycologia britannica*, tab. 160 = *Microcoleus* (*Inactis*) *Cresswellii* Thuret.
— *Dillwynii* Kützing, *Phycologia germanica*, p. 182, 1845; *Tabulæ phycolog.*, II, tab. 29; = *Desmonema Wrangelii* nob.
— *distorta* Kützing, *Algar. aquæ dulcis Dec.*, n° 110, 1834; Harvey, in Hooker's *British Flora*, II, p. 369 = *Tolypothrix distorta* Kützing.
— *distorta* J. Chauvin, *Algues de Normandie*, n° 157, 1831 = *Tolypothrix lanata* Wartmann.
— *distorta* β *flaccida* Agardh, *Systema Algar.*, p. 72, 1824 = *Tolypothrix lanata* Wartmann.
— *fontinalis* Agardh, *Systema Algar.*, p. 73, 1824 = *Desmonema Wrangelii* nob.
— *fuscescens* Brébisson et Godey, *Algues des environs de Falaise*, p. 24, 1835 = *Plectonema mirabile* Thuret et *Tolypothrix* sp.
— *gypsophila* Thuret, *Essai de classification des Nostochinées*, *Ann. des sc. natur.*, Bot., 6e série, I, p. 381, 1875 = *Dichothrix gypsophila* nob.
— *hydnoides* Crouan, *Algues marines du Finistère*, n° 345 = *Symploca fasciculata* Kützing.
— *interrupta* Carmichael, in Hooker's *Bristish Flora*, II, p. 368 = *Lichen.*
— *intertexta* Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, I, Algen, p. 220, 1878 = *Dichothrix Orsiniana* nob.
— *involvens* Areschoug, *Algæ scandinavicæ exsiccat.*, n° 82, 1841 = *Tolypothrix! pygmæa?* Kützing.
— *involvens*, var. *vadorum* Areschoug, *Algæ scandinavicæ exsiccat.*, ser. II, n° 190, 1862 = *Tolypothrix lanata* Wartmann.
— *lanata* Kützing, *Algar. aquæ dulcis Dec.*, n° 5 = *Scytonema cincinnatum* Thuret.
— *Leineri* Kützing, *Species Algar.*, p. 312, 1849; Rabenhorst, *Algen*, nos 290, 996, 1944; = *Tolypothrix penicillata* Thuret.
— *limbata* Harvey, *Australian Algæ*, n° 596; *Some account of the marine Botany of the Colony of Western Australia*, p. 156, 1854 = *Microcoleus* sp.
— *luteo-fusca* C. Agardh, *Aufzählung einig. in den österr. Ländern aufgefundener Algen*, 1827 — *Lyngbya luteo-fusca* Agardh.
— *luteola* Greville, *Scottish cryptogamic Flora*, tab. 299; Harvey, in Hooker's *British Flora*, II, p. 367 = *Leptomitus* sp.
— *major* Kützing, in *Actien*, 1836 = *Lyngbya major* Kützing.
— *melaleuca* Carmichael, sec. Harvey, *Phycologia britannica*, tab. 362, 1846-51 = *Leptomitus* sp.
— *mirabilis* Kützing, *Algar. aq. dulc. Dec.*, n° 6; *Spec. Algar.*, p. 311, 1849; *Tabulæ phycologic.*, II, tab. 29 = *Tolypothrix lanata* Wartmann.
— *mirabilis* Agardh, *Systema Algar.*, p. 72, 1824 = *Plectonema mirabile* Thuret.
— *muscicola* Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 83, 1847 = *Tolypothrix lanata* Wartmann.
— *obscura* Crouan, *Algues mar. du Finistère*, n° 339 = *Lyngbya luteo-fusca* Agardh.
— *olivacea* Hooker, *Cryptogamic Botany of the Antarctic Voyage*, p. 191, tab. 190, fig. III, 1845 = *Dichothrix olivacea* nob.
— *Orsiniana* Thuret, *Essai de classification des Nostochinées*, in *Ann. des sc. natur.*, 6e série, I, p. 381, 1875 = *Dichothrix Orsiniana* nob.

Calothrix radiosa Al. Braun, in herb. Mus. Par. ! ; Mougeot et Nestler, *Stirpes vogesorhenanæ*, n° 1370, 1824 ; — Kützing, *Species Algar.*, p. 311 ; *Tabulæ phycolog.*, II, tab. 29 = *Desmonema Wrangelii* nob.

— *radiosa* var. Marcucci, *Unio itineraria cryptogam.*, n°s 3 et 9, 1866 ; Rabenhorst, *Algen*, n° 1305 ; Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, I, *Algen*, p. 220 = *Tolypothrix lanata* Wartmann et *Plectonema mirabile* Thuret.

— *radiosa* b. *æruginea* Rabenhorst, *Algen*, n° 1849, 1865 = *Desmonema Wrangelii nob.*

— *rhizomatoidea* Reinsch, in *Hedwigia*, V, p. 153, 1866 ; Rabenhorst, *Algen*, n° 1904, 1866 = *Hapalosiphon pumilus* Kirchner.

— *Sandriana* Frauenfeld, *Algen der dalmatisch. Küste*, p. 5, 1855 = *Oscillaria* sp.

— *semiplena* Harvey, *Phycologia Britannica*, tab. CCCIX = *Symploca Harveyi* Le Jolis.

— *semiplena* C. Agardh, *Aufzählung einig. in den österr. Ländern aufgefundener Algen*, in *Flora*, 1827, n° 42 = *Lyngbya semiplena* Agardh.

— *stuposa* Kützing, *Species Algar.*, p. 312, 1849 ; *Tabulæ phycolog.*, II, tab. 30, fig. V ; Rabenhorst, *Algen*, n° 2185 = *Scytonema stuposum* Bornet.

— *submarina* Crouan, in Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, 2e édit., p. 36, collect. n° 1076 = *Dichothrix olivacea* nob.

— *symplocoides* Reinsch, in Rabenhorst, *Algen*, n° 1923, 1867 ; *De speciebus generibusque nonnullis novis*, p. 3 = *Scytonema Hofmanni* Agardh.

— *tenuis* Rabenhorst, *Algen*, n° 649, 1857 = *Lyngbya* sp.

— *tenuissima* Al. Braun, in Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 271, 1865 = *Hydrocoryne spongiosa* Schwabe.

— *tinctoria* Agardh, *Systema Algar.*, p. 72, 1824 = *Inactis tinctoria* Thuret.

— *Tomasini* Kützing, *Algar. aquæ dulcis Dec.*, n° 130, 1836 = *Plectonema mirabile* Thuret.

— *Tomasini* Kützing, in *Actien* = *Desmonema Wrangelii* nob.

— *Tomasiniana* Kützing, *Phycologia general.*, p. 229, tab. IV, 1843 ; *Species Algar.*, p. 312 ; *Tabulæ phycolog.*, II, tab. 30 = *Plectonema mirabile* Thuret.

— *Wrangelii* Agardh, *Systema Algar.*, p. 71, 1824 = *Desmonema Wrangelii* nob.

— *Wrangelii* Rabenhorst, *Algen*, n° 1944 = *Tolypothrix penicillata* Thuret.

— *zeylanica* Berkeley, in herb. Mus. Par. ; = *Scytonema cincinnatum* Thuret.

Schizosiphon affinis Meneghini, in Kützing, *Species Algar.*, p. 327, 1849 ; *Tabulæ phycolog.*, II, tab. 47 ; Rabenhorst, *Algen*, n° 1039 ; = *Hypheotrix*, *Nostoc*, *Scytonema*, etc.

— *Antillarum* Martens, in herb. Lenormand, sub n° 1201 = *Dichothrix fucicola* nob.

— *arenarius* Kützing, *Tabulæ phycolog.*, II, tab. 56, fig. I, e specim. in herb. Lenormand = *Inactis*, *Scytonema*, *Calothrix*, etc.

— *Bauerianus* Grunow, in Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 238, 1865 = *Dichothrix Baueriana* nob.

— *Cataractæ* Nægeli, in Kützing, *Species Algar.*, p. 330, 1849 = *Tabulæ phycolog.*, II, tab. 51 ; = *Dichothrix Orsiniana* nob.

— *Cesatianus* Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 237, 1865 = *Dichothrix Orsiniana* nob.

— *cinctus* Nægeli, in Kützing, *Species Algar.*, p. 329, 1849 ; *Tabulæ phycologic.*, II, tab. 51 ; Rabenhorst, *Algen*, n° 732 = *Dichothrix gypsophila* nob.

— *gypsophilus* Kützing, *Phycologia general.*, p. 234, tab. 6, fig. 2, 1843 ; *Tabulæ phycolog.*, II, tab. 51, fig. III = *Dichothrix gypsophila* nob.

Schizosiphon Harveyi Crouan, *Florule du Finistère*, p. 116 = *Symploca fasciculata*
— *intertextus* Rabenhorst, *Flora europ. Alg.*, II, p. 236, 1865 = *Dichothrix Orsiniana* nob.
— *Kühneanus* Rabenhorst, *Algen*, n° 1851, 1866 = *Dichothrix gypsophila* nob.
— *Kützingianus* Nægeli, in Kützing, *Species Algar.*, p. 329; *Tabulæ phycologic.*, II, tab. 50; Rabenhorst, *Algen*, n° 816; — *Dichothrix gypsophila* nob.
— *nigrescens* Hilse, in *Hedwigia*, IV, p. 167, 1865 = *Microcoleus versicolor* (*Hydrocoleum* Rabenhorst).
— *Rabenhorstianus* Hilse, in Rabenhorst, *Algen*, n° 1836, 1866 = *Rivularia minutula* nob.
— *radians* Kützing et Brébisson, in Kützing, *Species Algar.*, p. 331, 1849 *Tabulæ phycologic.*, II, tab. 55; Rabenhorst, *Algen*, n° 1372 = *Rivularia minutula* nob.
— *rufescens* Kützing, in *Botanische Zeitung*, 1847, p. 179; *Tabulæ phycologic.*, II, tab. 47; Rabenhorst, *Algen*, n° 579; = *Dichothrix gypsophila* nob.
— *sabulicola* Hilse, in Rabenhorst, *Algen*, n° 1040, 1861 = *Scytonema ambiguum* Kützing.
— *salinus* Kützing, *Algarum aquæ dulcis Dec.*, n° 136; *Species Alg.*, p. 327, 1849; *Tabulæ phycologic.*, II, tab. 47; — *Rivularia Biasolettiana* Zanardini.
— *sociatus* Suringar, *Observationes phycolog.*, p. 38, tab. 2, 1857 = *Dichothrix Baueriana* nob. (?).
— *sphagnicola* Al. Braun, in herb. Mus. Par. = *Hapalosiphon pumilus* Kirchn.
— *trochicola* Crouan, *Florule du Finistère*, p. 116, 1867 = *Inactis plana* Thuret (pl. junior).
— *Vieillardi* Kützing, *Diagnosen und Bemerkungen über neuen Algenspecies*, p. 9, 1863 = *Rivularia Vieillardi* nob.

IV. — Dichothrix Zanardini

Plantarum maris rubri Enumeratio, p. 89, **1858**.

Scytonema, *Calothrix*, *Schizosiphon*, *Mastichonema*, *Lyngbya*, *Symphyosiphon* sp.

Fila subdichotome divisa; trichomata sæpe pluria (2–6) in vagina communi inclusa. Heterocystæ nunc basilares, nunc intercalares, in unica specie nullæ. Cæspites penicillati vel pulvinati. Plantæ marinæ vel aquæ dulcis.

SPECIERUM CLAVIS ANALYTICA

§. Heterocystæ ad basim pseudo-ramorum nullæ. 1. *D. Nordstedtii.*
§§. Pseudo-rami heterocystis basilaribus præditi.
+ Plantæ aquæ dulcis.
A. Vaginæ arctæ ad apicem longe attenuatæ.

α. Frons inferne subdichotoma, rami elongati simplices .... 2. *D. olivacea.*

β. Frons a basi ad apicem subdichotoma.

Fila 15 μ crassa in vagina communi longe inclusa .... 3. *D. Baueriana.*

Fila 10-12 μ crassa.................... 4. *D. Orsiniana.*

B. Vaginæ lamellosæ, ad apicem infundibuliformes:

Planta 2 millim. alta, fila 16-24 μ crassa. 5. *D. gypsophila.*

Fila usque ad millim. alta, dense cæspitosa........................... 6. *D. compacta.*

++ Plantæ marinæ.

Planta 7 millim. alta, ramis longis erectis... 7. *D. fucicola.*

Planta 2 millim. alta, ramis brevibus flexuosis. 8. *D. penicillata.*

1. D. Nordstedtii

CALOTHRIX CÆSPITOSA Rabenhorst *Algen*, n° 2315! **1873** (non *Algen*, n° 852, nec *Flor. europ. Alg.*, II, p. 273); non Kützing *Spec. Algar.*, p. 312, nec *Alg. aq. dulc. Dec.*, n° 130.

Cæspitibus e fasciculis penicillatis gelatinosis nigro-viridibus, 2–3 mill. altis, constitutis; filis ima basi curvatis decumbentibus, mox erectis, subflexuosis, repetite pseudo-ramosis, 12,5 μ (9–18 μ) crassis; vagina tenui arcta achroa lævi uniformi; trichomatibus 8 μ crassis, læte viridibus, in pilum longiorem sensim attenuatis; articulis sub divisione diametro duplo brevioribus, superioribus æqui-longis vel longioribus; pseudo-ramis adpressis, in vagina longe inclusis, acutissimo angulo egredientibus (v. s.).

Hab. « ad saxa in rivulo ad Odde in Harlander Norvegiæ » (Nordstedt).

Nous ne pouvons conserver à cette plante le nom de *Calothrix cæspitosa*, sous lequel Rabenhorst l'a distribuée, attendu que ce nom a été primitivement appliqué par M. Kützing (*Spec. Alg.*, p. 312) à une Algue différente, découverte par Al. Braun, dans un lac du Grand-Duché de Bade. Ce nom même de *Calothrix cæspitosa* doit être rayé de la nomenclature, car l'Algue d'Al. Braun, dont nous avons vu des échantillons authentiques, n'est pas distincte du *Calothrix* (*Desmonema*

Ralfs, *Coleodesmium* Borzi) *Wrangelii* Ag. On s'explique d'ailleurs aisément que les deux plantes aient été rapprochées et confondues (conf. Rabenh., *Alg.*, n° 2815 in schedula), tant est grande leur ressemblance extérieure. Toutefois le *Dichothrix Nordstedtii* se distingue sans peine du *Desmonema Wrangelii*, par ses trichomes, qui ne sont pas réunis en grand nombre dans la gaine, par ses longs poils terminaux et parce qu'il manque toujours d'hétérocystes.

2. D. olivacea

CALOTHRIX OLIVACEA Hooker, *Cryptogamic Botany of the Antarctic Voyage*, p. 191' tab. 190, fig. III, **1845**; *Journal of Botany*, IV, p. 296; e spec. authent. in herb. Mus. Par.! et Grunow!; — Kützing, *Species Algar.*, p. 312; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 282.
CALOTHRIX SUBMARINA Crouan, in Mazé et Schramm, *Algues de la Guadeloupe*, p. 36, **1877**.

Cæspite erecto, pulvinatim expanso, olivaceo-atro; filis usque ad 2 centim. altis, 12-15 μ crassis (in pseudo-ramis ultimis), parum flexuosis; pseudo-ramis longissimis æqualibus; vagina arcta, tenui, uniformi, hyalina vel lutea; trichomatibus 10-15 μ crassis, ærugineis vel olivaceis, in pilum sensim attenuatis, articulis quadratis vel diametro longioribus, haud contractis; heterocystis basilaribus sæpe binis (v. s.).

Hab. in rivulis alpinis insulæ Kerguelen (Christmas Harbor, J. D. Hooker!), et ad rupes maritimas aqua dulci madidas et rora maris irrigatas, in mari Antillarum (La Guadeloupe, Mazé! in herb. Thuret et Mus. Par.).

Les exemplaires de la Guadeloupe que nous avons examinés sont entrelacés avec les filaments d'un *Hypheothrix* et avec ceux d'un *Scytonema* épais de 7 à 9 μ qu'on pourrait aisément confondre avec ceux du *Calothrix*. Ils s'en distinguent par leur épaisseur moindre, par la présence de nombreux hétérocystes intercalaires, par la ramification, et, il va sans dire, parce que les trichomes ne sont pas terminés en poil.

3. D. Baueriana

SCHIZOSIPHON SOCIATUS Suringar, *Observationes phycologic.*, p. 38, tab. 2, **1857** (?); — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 239(?).

SCHIZOSIPHON BAUERIANUS Grunow, in Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 238, **1865**, e spec. authent., in herb. Thuret! et Grunow! ; — Flahault, in Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsiccatæ*, n° 581 !

Filis cæspitoso-penicillatis vel in stratum late expansum approximatis, viridibus vel brunneis, flexuosis, usque ad centimetrum altis, 15 μ crassis (in pseudo-ramis ultimis) ; vagina arcta, gelatinosa, molli, uniformi, hyalina vel lutescente ; trichomatibus 5-7,5 μ, raro 9 μ crassis, læte viridibus, in pilum longiorem sensim attenuatis, torulosis ; articulis diametro dimidio brevioribus vel æqualibus ad genicula contractis ; heterocystis subsphæricis vel hemisphæricis (v. v.).

Hab. ad ligna et muros submersos fontium et lacuum, nec non ad rupes stillicidio irroratas Galliæ (source du Lez prope Montpellier! Cévennes ! Haute-Vienne ! Anjou !), Germaniæ (Plötzensee prope Berlin, Bauer ! in herb. Grunow).

Le *Dichothrix Baueriana* vit dans des conditions variées, tantôt dans les eaux calmes et profondes des étangs et des sources, tantôt dans les ruisseaux au fond des ravins, ou bien encore dans les fentes des rochers humides. A ces différentes stations correspondent naturellement, dans le port et la coloration, des variations plus ou moins marquées. Submergé, il forme des masses floconneuses irrégulières, d'un vert clair, tapissant le substratum ; les rameaux en sont dégagés, très irréguliers. Lorsque la plante n'est pas submergée, elle a un aspect bien différent ; elle forme sur le sol un tapis de filaments serrés et dressés ; les ramifications sont rapprochées, condensées, les rameaux sont courts et le poil terminal est beaucoup moins effilé que dans le premier cas ; les gaines se colorent aussi en jaune plus ou moins vif.

4. D. Orsiniana

MASTICHONEMA ORSINIANUM Kützing, *Botan. Zeitung*, **1847**, p. 179 ; *Species Algar.*, p. 326 ; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 14, tab. 47, fig. I ; — Brugger, *Bündner Algæ*, p. 265 (?) ; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 228 ; *Algen*, n° 1177 ! ; — Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, p. 221.

SCHIZOSIPHON CATARACTÆ Nægeli, in Kützing, *Species Algar.*, p. 330, **1849** ; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 17, tab. 54, fig. I ; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 235.

CALOTHRIX CESATII Rabenhorst, *Algen*, n° 428 ! **1855**.

LYNGBYA BUGELLENSIS Rabenhorst, *Algen*, n° 436 ! **1855**.

SYMPHYOSIPHON INTERTEXTUS Rabenhorst, *Algen*, n° 1177 !, **1861**.

SCHIZOSIPHON INTERTEXTUS Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 236, **1865**.

SCHIZOSIPHON CESATIANUS Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II. p. 237, **1865**.

CALOTHRIX ORSINIANA Thuret, *Essai de classification des Nostochinées*, in *Ann. des sc. natur.*, Bot., 6e série, I, p. 381, **1875**; — Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, p. 219.

Cæspitibus e fasciculis penicillatis, gelatinosis, fusco-viridibus, 2-3 millim. altis, compositis; filis flexuosis, erecto-radiantibus, 10-12 μ crassis (in pseudo ramis ultimis); pseudoramis adpressis, vagina communi deorsum longe inclusis; vagina crassiuscula arcta, lutea, inferne fuscescente subopaca, molli, uniformi; trichomatibus 6-7,5 μ crassis, olivaceo-viridibus, in pilum sensim attenuatis, articulis diametro brevioribus; heterocystis basilaribus (v. v.).

Hab. ad rupes et saxa in fluviis et torrentibus Helvetiæ (Schaffausen, Nægeli ! in herb. Thuret), Silesiæ (Hilse !), Italiæ superioris (Biella, Cesati!, Bormio, Brügger!), etc., nec non in scrobiculis aqua pluviali repletis Galliæ (Lardy!).

Nous n'avons vu aucun exemplaire authentique de cette espèce. Nous n'avons d'autre garantie de sa bonne détermination que la concordance de la figure publiée dans les *Tabulæ phycologicæ* de M. Kützing, avec les échantillons distribués par Rabenhorst. Cette Algue offre la plus grande ressemblance avec le *D. Nordstedtii*. Malgré le très mauvais état des exemplaires publiés dans les *Algen Sachsens*, n° 436, nous croyons pouvoir rapporter à cette espèce le *Lyngbya bugellensis* Rabenhorst, *loc. cit.* in *schedula*, non mentionné dans le *Flora europæa Algarum*, qui a été récolté dans le même lieu et à la même date par Cesati.

5. **D. gypsophila**

SCHIZOSIPHON GYPSOPHILUS Kützing, *Phycologia general.*, p. 234, **1843**; *Species Algar.*, p. 330; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 17, tab. 51, fig. III; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 87; *Flora europ. Algar.*, II, p. 237.

SCHIZOSIPHON RUFESCENS Kützing, *Botan. Zeitung*, **1847**, p. 179; *Species Algar.*, p. 327; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 14, tab. 47, fig. V; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 232; *Algen*, n° 579 !.

SCHIZOSIPHON CINCTUS Nægeli, in Kützing, *Species Algar.*, p. 329, **1849**; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 17, tab. 51, fig. I; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 234; *Algen*, n° 732.

SCHIZOSIPHON KÜTZINGIANUS Nægeli, in Kützing, *Species Algar.*, p. 329, **1849**; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 15, tab. 50, fig. VI; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, I, p. 233; *Algen*, n° 816.

SCHIZOSIPHON KÜHNEANUS Rabenhorst, *Algen*, n° 1851, **1866**.

SCHIZOSIPHON NORDSTEDTIANUS Rabenhorst, *Algen*, n° 2246, **1871** (?).

CALOTHRIX GYPSOPHILA Thuret, *Essai de classification des Nostochinées*, in *Ann. des sc. natur.*, Bot., 6e série, I, p. 381, **1875**.

Cæspitibus sparsis vel in stratum subcontinuum approximatis, sæpissime inter fila *Hypheotrichum* et *Leptotrichum* nidulantibus, et tofis calcareis incrustatis; filis circa 2 millim. altis, 15-18 μ crassis (in pseudo-ramis ultimis), erectis, penicillatis; pseudo-ramis superioribus adpressis, vagina communi deorsum involutis; vagina crassa, lamellosa, lævi, aureo-fuscescente, demum opaca, ocreata, ocreis apice dilatatis, truncatis, laceris; trichomatibus viridi-olivaceis, 6-8 μ crassis, in pilum longe attenuatis, articulis diametro æqualibus vel paulo longioribus (v. v.).

Hab. in muris, rupibus calcareis udis etiam mari irroratis Gottlandiæ (Cleve !), Galliæ (Brébisson ! in herb. Thuret), Helvetiæ (Wartmann ! Braun !), Germaniæ, Austriæ (herb. Grunow !), Italiæ (Pedemontium, Cesati !).

Cette espèce se rencontre souvent en filaments isolés dans les feutrages encroûtés de calcaire, qui tapissent les murs et les rochers suintants. Elle est plus rarement tout à faire pure. Dans cet état, elle constitue un des objets les plus élégants qu'on puisse voir au microscope.

6. **D. compacta**

Scytonema compactum Agardh, *Dispositio Alg. Sueciæ*, p. 39, **1812** (syn. dubium); Lyngbye, *Hydrophytologia danica*, p. 97, tab. 28, e specim. auth. in herb. Thuret ! et Grunow ! (non Kützing).
Scytonema pulverulentum Agardh, *Syst. Algar.*, p. 40, **1824**, e specim. auth. in herb. Mus. Par. !
Schizosiphon crustiformis Rabenhorst, *Algen*, nº 1124 ! **1871**.

Filis in stratum cæspitosum densissime aggregatis, usque ad millimet. altis, 9–12 μ crassis, erectis, penicillatis, pseudoramis superioribus adpressis sæpe in vagina communi deorsum inclusis; vagina lamellosa, lævi, aureo-fuscescente, uniformi vel ocreata, ocreis apice dilatatis laceris ; trichomatibus dilute olivaceis, 6 μ crassis, in pilum apice productis; articulis diametrum æquantibus vel eo semi–brevioribus; heterocystis basilaribus (v. s.).

Hab. ad saxa rivulorum et trabes inundatas Norvegiæ

(Lyngbye! in herb. Bory) et ad saxa circa Holmiam Sueciæ (Agardh! in herb. Mus. Par.!), *Glœocapsis* variis intermixta.

Plante de même taille et de même grosseur que le *C. parietina* Thuret, avec la ramification du *D. gypsophila.*

7. **D. fucicola**

SCHIZOSIPHON FUCICOLA Kützing, *Botanische Zeitung*, **1847**, p. 178; *Species Algar.*, p. 331; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 18, tab. 55, fig. II.
SCHIZOSIPHON ANTILLARUM Martens, in herb. Lenormand, sub. nº 1201!, **1860**.
MASTICHONEMA SARGASSI Crouan, in Mazé et Schramm, *Alg. de la Guadeloupe*, p. 32, **1877**; e spec. auth. in herb. Crouan!

Cæspitibus e fasciculis penicillatis olivaceo-viridibus, exsiccatione violaceis, 5-8 millim. altis, constitutis; filis 20-30 μ crassis (in pseudo-ramis ultimis), erectis, rigidis; pseudo-ramis adpressis, strictis, fastigiatis, in vagina deorsum inclusis; vagina arcta tenui, hyalina vel lutea, uniformi; trichomatibus 17-22 μ crassis, læte viridibus, in pilum longiorem attenuatis; articulis superioribus diametro 1–2-plo brevioribus, inferioribus 2-3-plo longioribus; heterocystis basilaribus et intercalaribus (v. s.).

Hab. ad folia vetusta *Sargassorum* in mari Antillarum (Guadeloupe, Pointe debout! Jardin in herb. Lenormand, Schramm! in herb. Crouan); ad oras insulæ Antigoa (in herb. Grunow!).

8. **D. penicillata** Zanardini

Plantarum maris Rubri Enumeratio, p. 89, tab. 12, fig. III, **1858**.

Cæspitibus fastigiato-penicillatis, sparsis vel gregariis, atroviridibus; filis brevibus flexuosis, 2 millim. altis, 25-35 μ crassis (in ramis ultimis); vagina crassa, gelatinosa, molli, uniformi, hyalina; trichomatibus 15 μ crassis olivaceis; articulis diametro dimidio brevioribus; heterocystis oblongis solitariis (v. s.).

Hab. ad folia *Zosteræ* et frondes *Dictyotæ*, in mari Rubro

(Figari! in herb. Mus. Par.); in mari Antillarum (Guadeloupe, Mazé! in herb. Thuret) et in sinu mexicano (Tortugas, Hooper!).

V. — Polythrix Zanardini

Phycearum indicarum Pugillus, p. 32, 1872.

Microcoleus spec., Harvey.

Thallus filiformis ramosus e filis numerosis intra vaginam communem fasciculatim inclusis formatus. Fila pseudoramosa dense congesta. Heterocystæ terminales et intercalares. Planta marina *Symplocæ hydnoidis* faciem haud male referens.

Dans la série des Nostocacées hétérocystées ce genre tient la même place que les *Microcoleus* occupent parmi les Nostocacées dépourvues d'hétérocystes. Dans les deux genres, les filaments partiels sont réunis dans une gaine commune et constituent un thalle diversement ramifié. Dans le *Polythrix*, l'aspect extérieur du thalle est celui des *Symploca*.

1. **P. corymbosa** Grunow in herb.

Microcoleus corymbosus Harvey, *Nereis Boreali-Americana*, pars III, p. 109, tab. 28, B, 1858.
Polythrix spongiosa Zanardini, *Phycearum indicarum Pugillus*, p. 33, tab. 12, fig. I-V, 1872.

Thallo cæspitoso, pulvinato, expanso, e fruticulis rigidis 1-3 centim. altis, subdichotome vel irregulariter ramosis, fastigiatis, tortuosis composito; trichomatibus 5-6 μ crassis, apice in pilum tenuem attenuatis; vaginis propriis hyalinis vel luteis invicem concretis; heterocystis subsphæricis (v. s.).

Hab. ad saxa maritima irrorata sinus Persici, insularum Tongatabu (Herb. Grunow!) et Singapoore (ex Zanardini), nec non in limosis maritimis Americæ borealis (Key West, Harvey).

VI. — SACCONEMA

Morfologia, etc., in *N. Giornale botanico italiano*, XIV, p. 282 et 298, 1882.

« Trichomata irregulariter cæspitoso-aggregata, 2 — plura vagina communi fuscescente, lamelloso stratificata, valde ampliato-saccata, demum apice soluta, involuta et thallum exiguum gelatinosum laciniato-lobulatum constituentia; pseudoramulis brevibus, moniliformibus, discretis, heterocysta basilari, globosa instructis; sporis aureo-fuscis, articulos vegetativos duplo superantibus; exosporio crassiusculo scabro. »

1. **S. rupestre** Borzi

Loc. cit., p. 282 et 296, tab. 16-17, fig. IX-XII.

Trichomatibus 8 μ crassis; sporis 15 μ crassis (n. v.).
Hab. ad rupes humidas Italiæ (Vallombrosa, Borzi).

Dans le *Sacconema*, les spores se forment aux dépens des articles inférieurs ; leur tégument est rugueux. En germant elles se divisent dans les trois directions de l'espace et donnent naissance à des colonies sphériques tout à fait semblables à celles des *Glœocapsa*. L'auteur n'a pas réussi à observer le passage de cet état à la forme normale.

(*A suivre.*)

TABLE DES ARTICLES

CONTENUS DANS CE VOLUME.

ORGANOGRAPHIE, ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE VÉGÉTALES.

MONOGRAPHIES ET DESCRIPTIONS DE PLANTES.

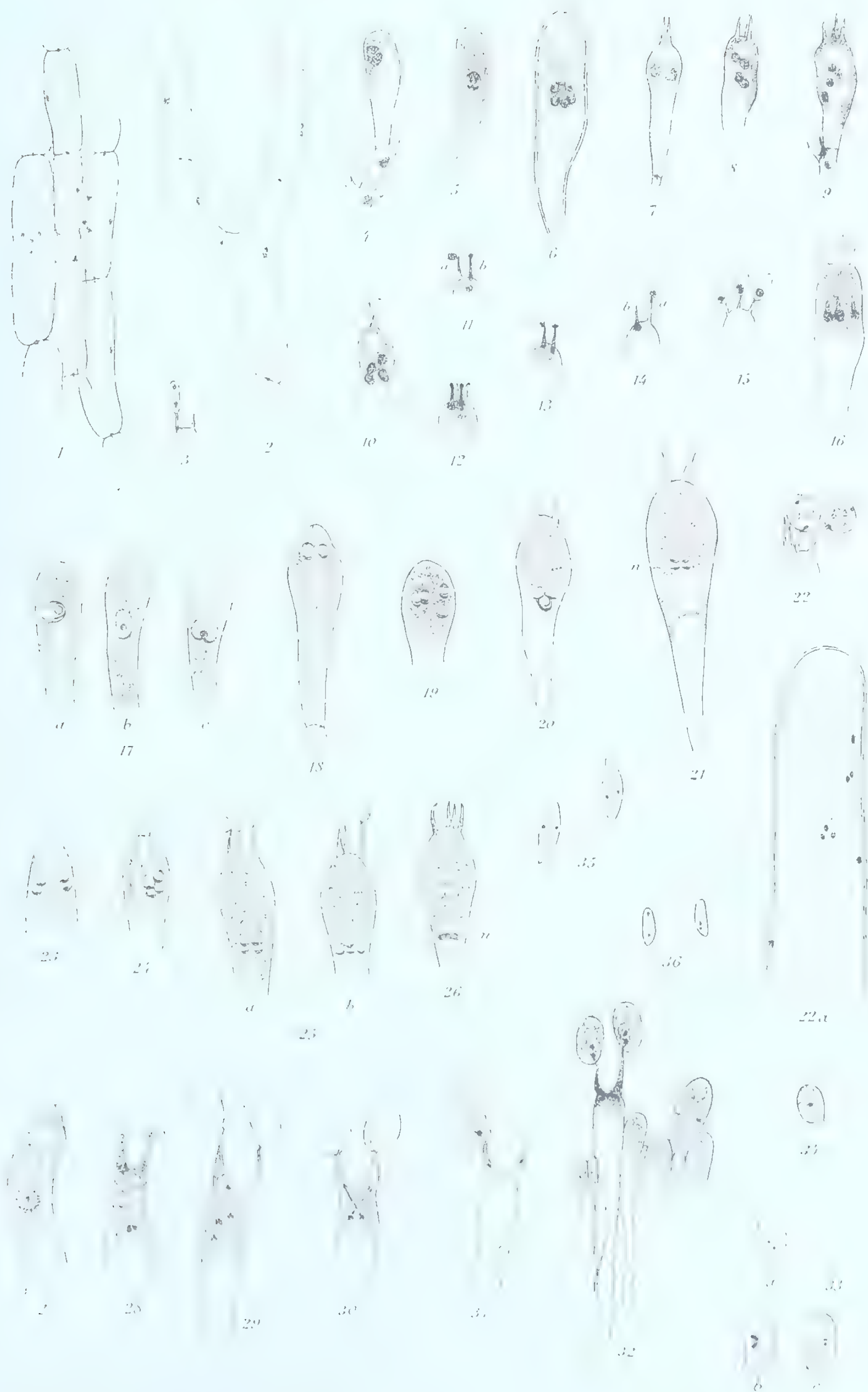
TABLE DES MATIÈRES

PAR NOMS D'AUTEURS.

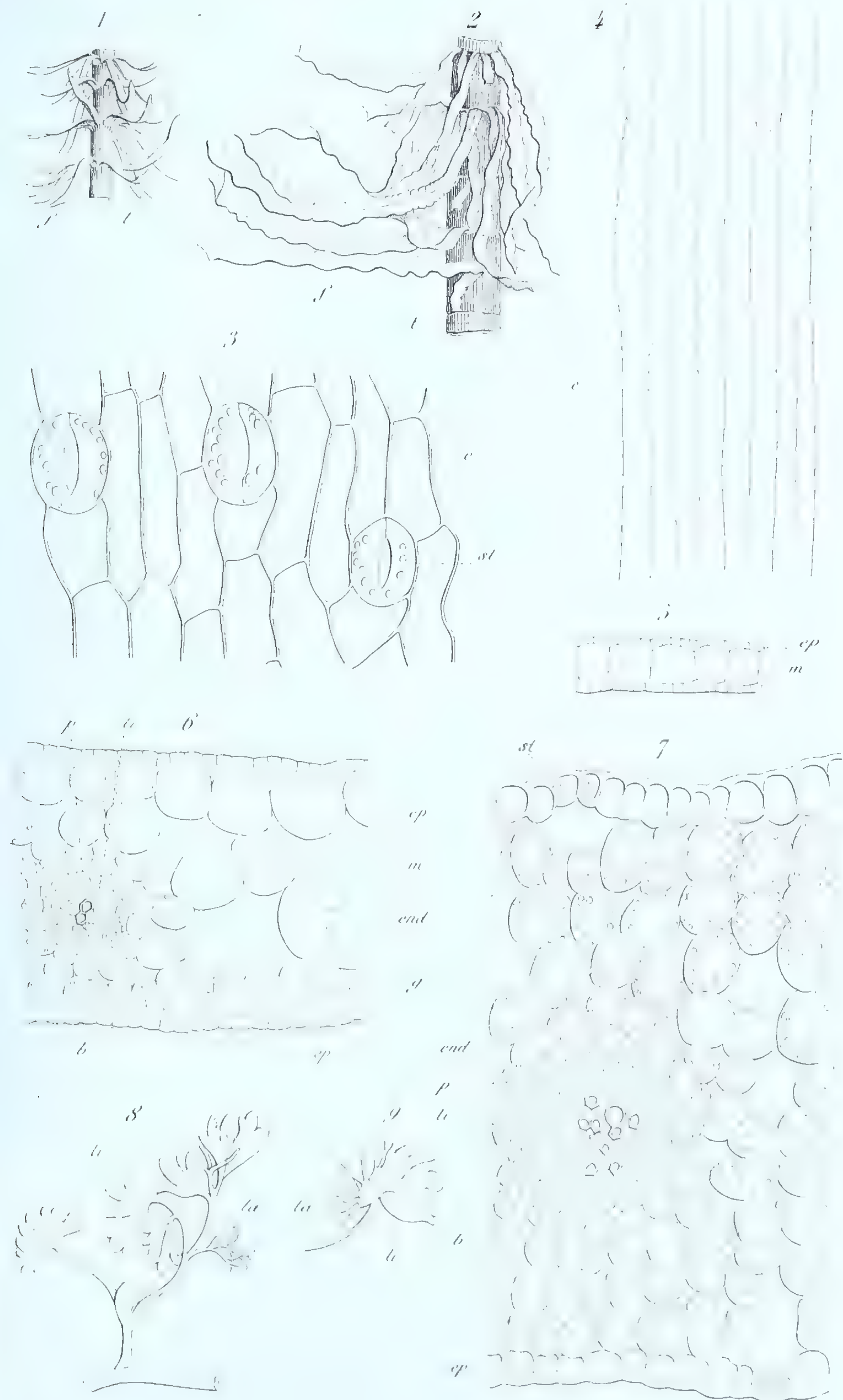
TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE VOLUME

BOURLOTON. — Imprimeries réunies, A, rue Mignon, 2, Paris.



L.K. Rosenvinge del. Lith. Hoffensberg & Trap. Copenhague

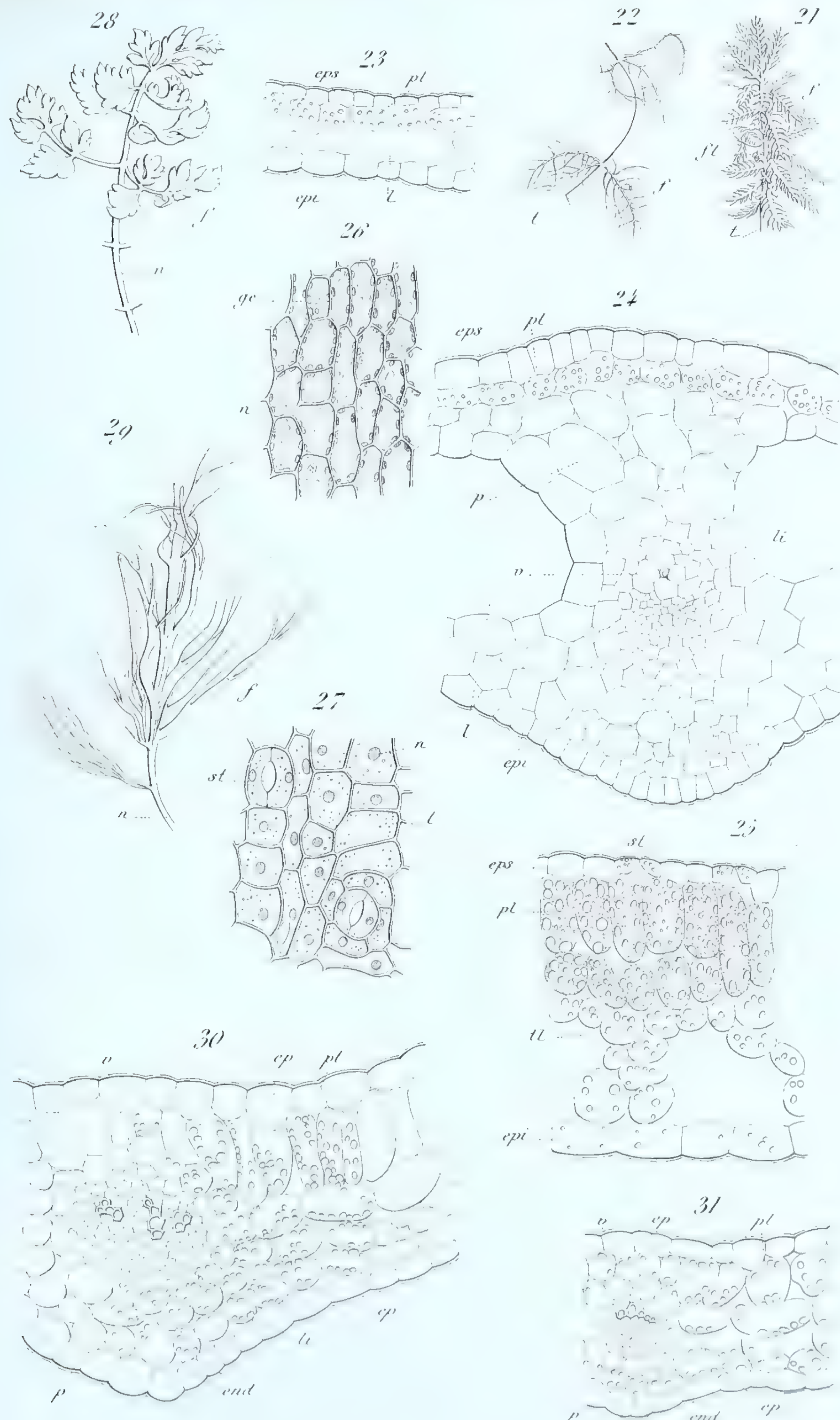


Costantin del. *Dufour sc.*

Hippuris. Ranunculus.

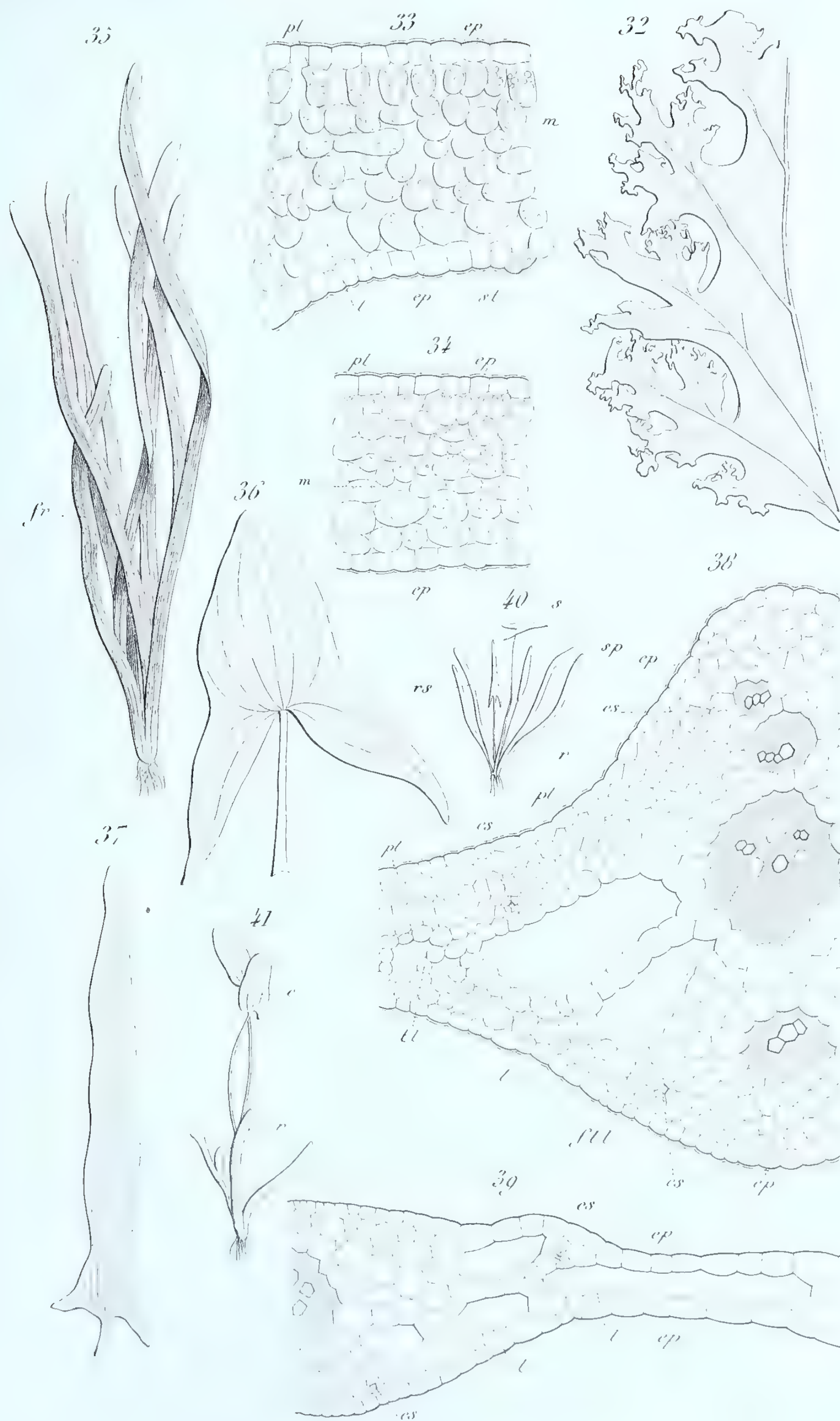
Costantin. del. Dufour. sc.

Ranunculus. Alisma. Potamogeton. Rhyncholace. Ouvirandra.



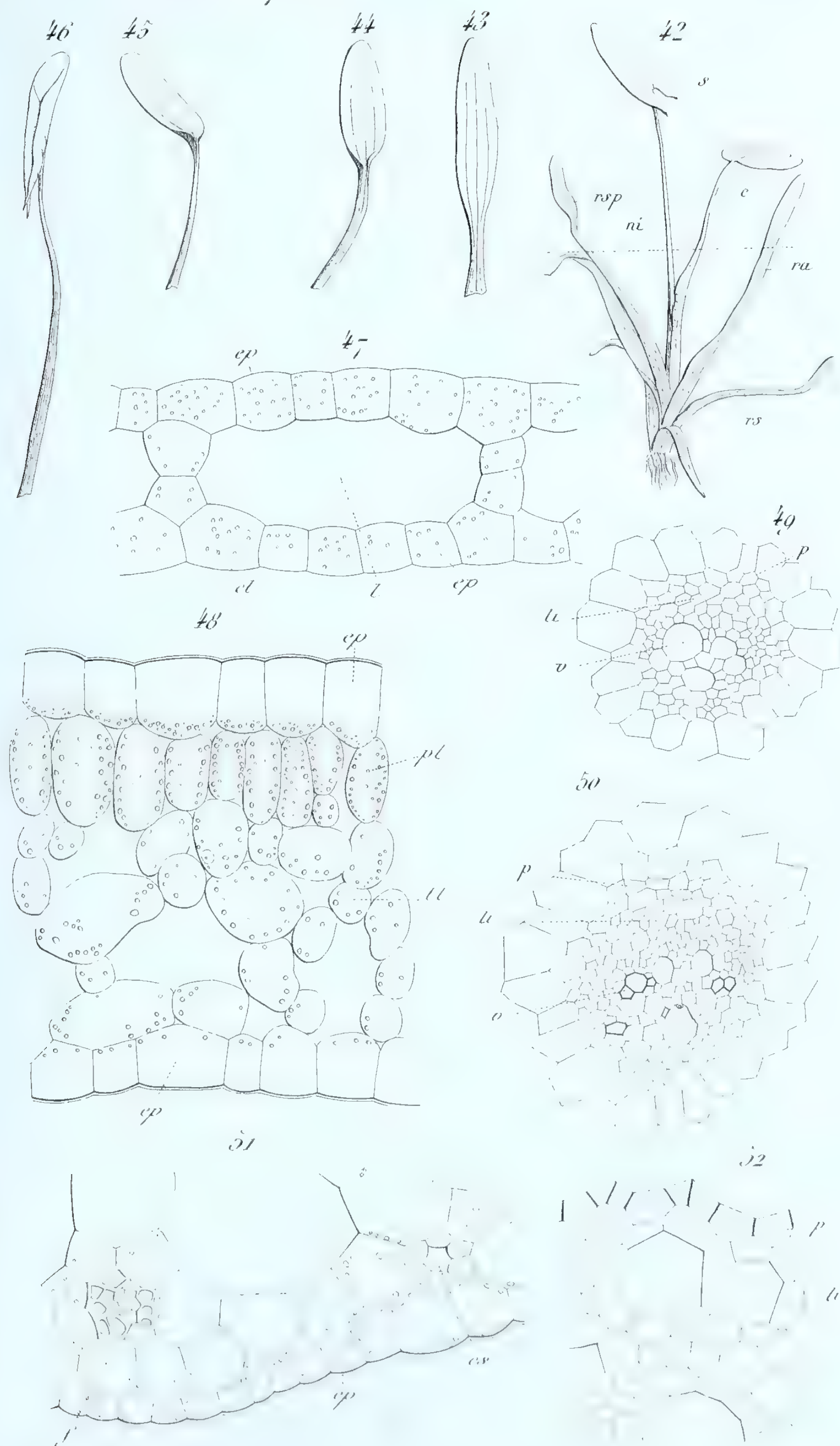
Costantin. del. Dufour. sc.

Myriophyllum. Œnanthe. Nymphaea. Galium.



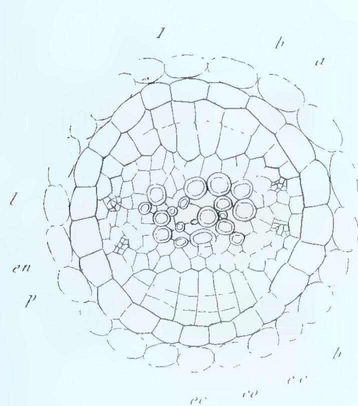
Costantin. del.   Dufour. sc.

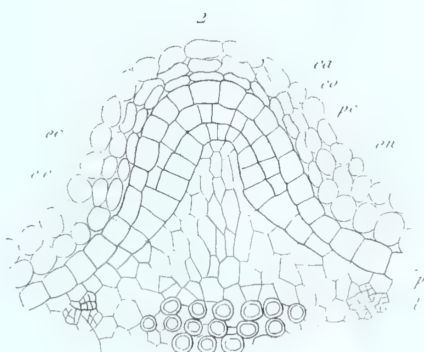
Mourera. Epilobium. Sagittaria.

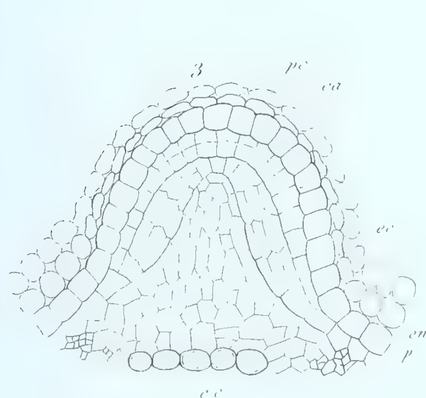


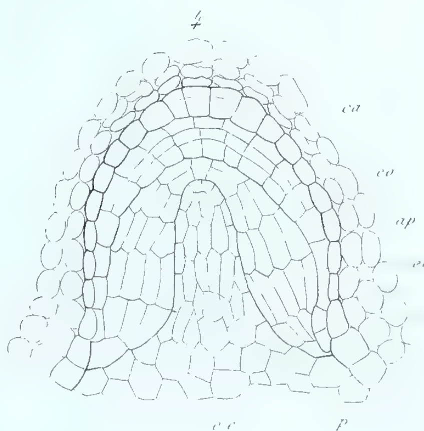
Costantin del.   Dufour sc.

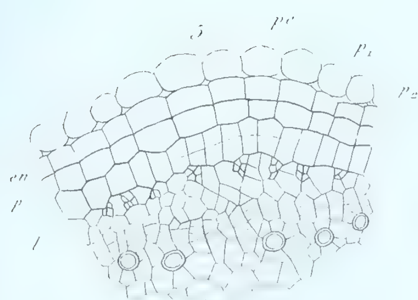
Sagittaria.

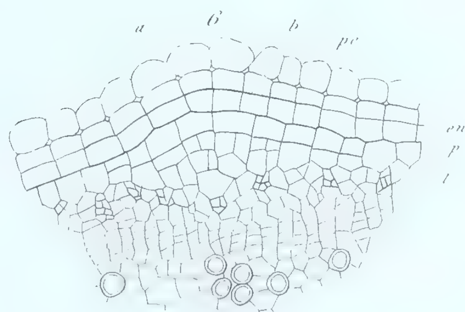










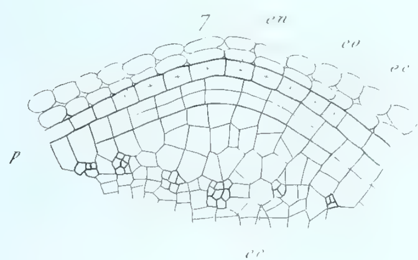


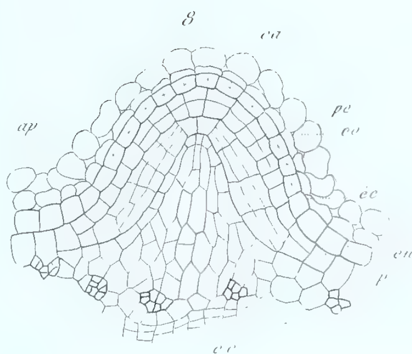
Ad. Lemaire del.

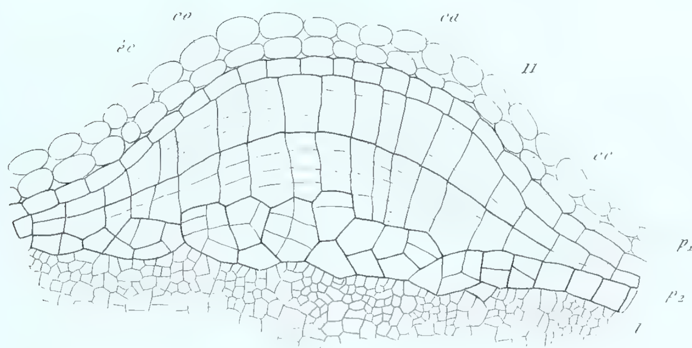
Pierre sc.

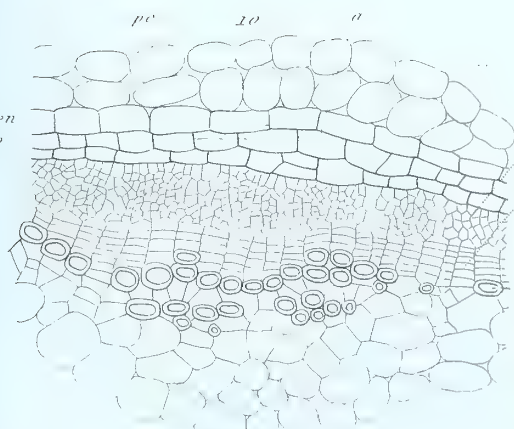
1-4. Callitriche stagnalis — 5-6. Veronica Beccabunga.

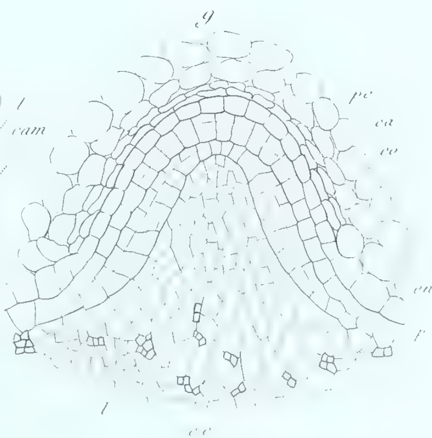
Imp. Lemercier et Cie Paris.







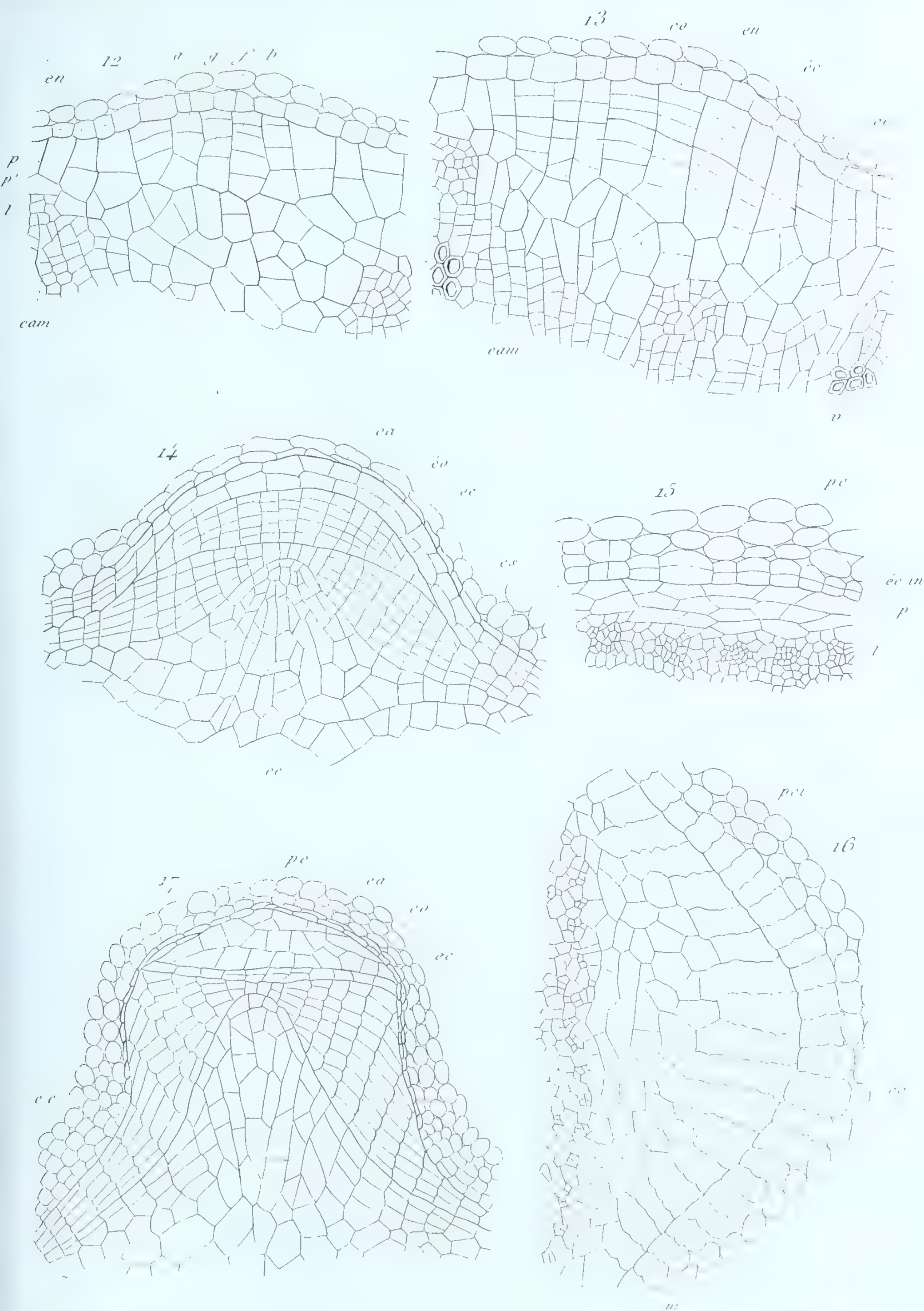




Ad. Lemaire del.

7-9. Veronica Beccabunga — 10-11. Valeriana dioica.

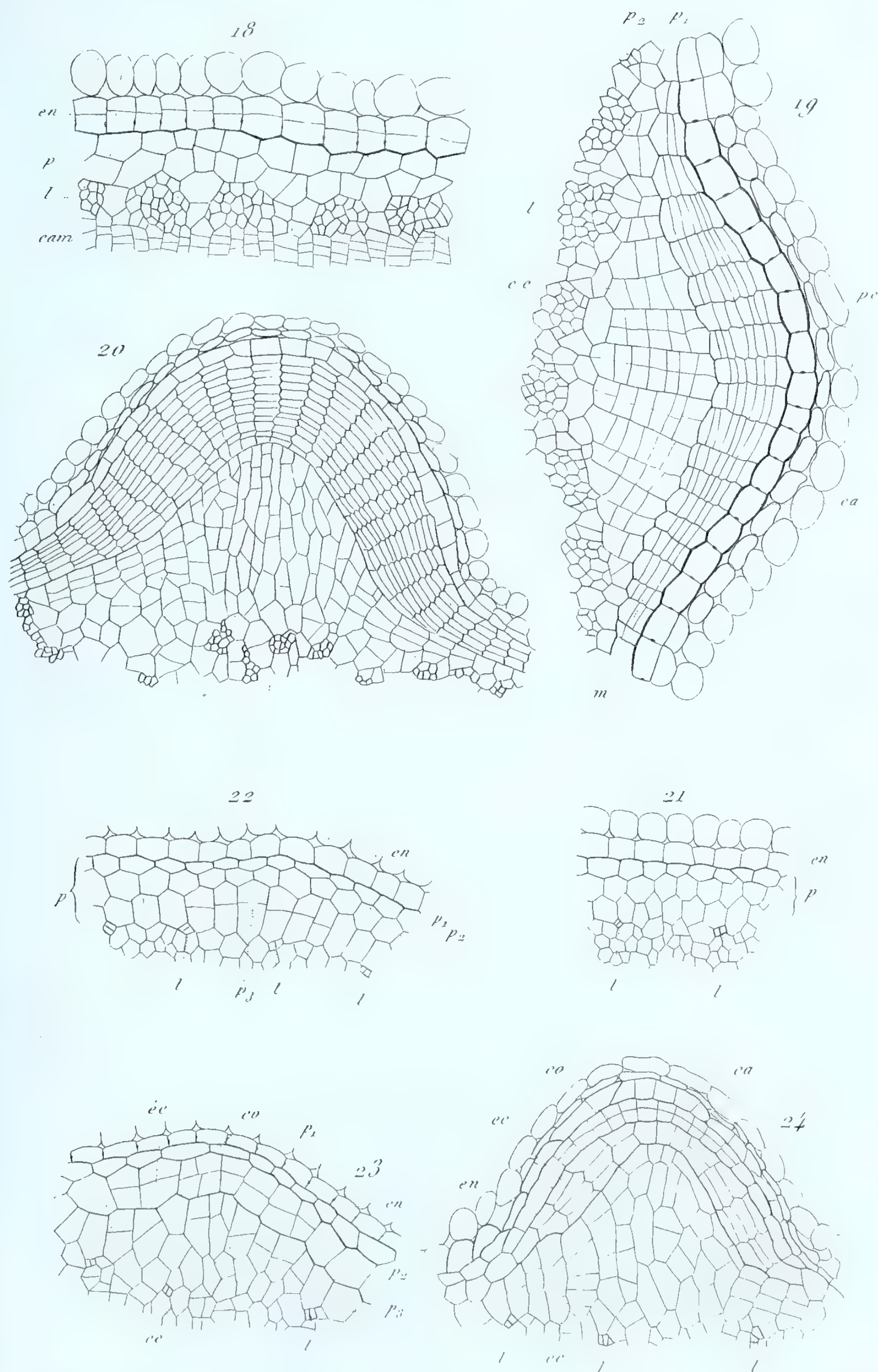
Imp. Lemercier et Cie Paris



Ad. Lemaire del.

12_14. Alchimilla vulgaris _ 15_17. Primula elatior.

Imp. Lemercier et Cie Paris



Ad. Lemaire del. Pierre sc.

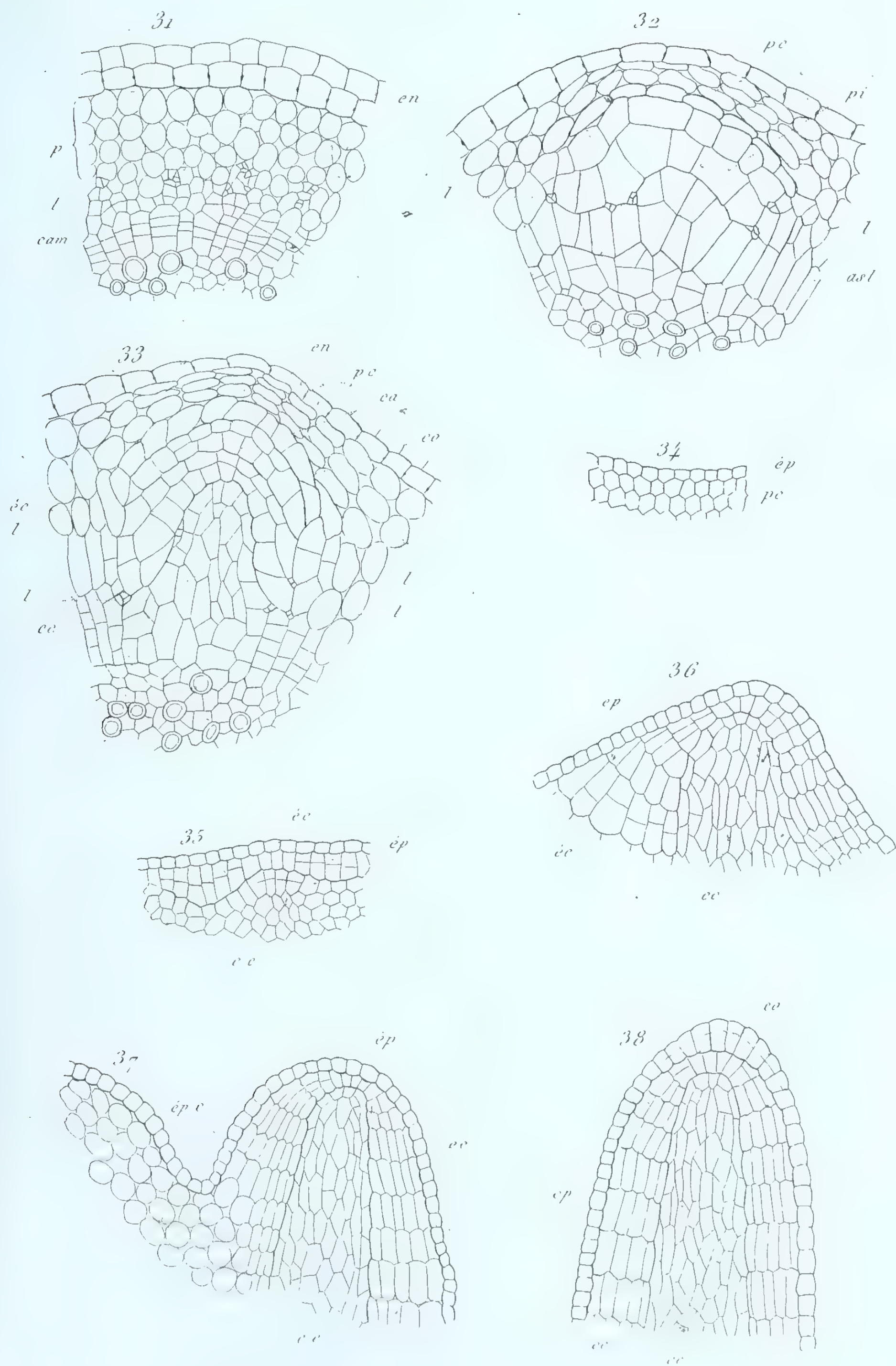
18-20. Polemonium reptans — 21-24. Circæa lutetiana.

Imp. Lemercier et Cie Paris.

Ad. Lemaire del.

25_27. Lotus uliginosus _ 28_30. Viola palustris.

Imp. Lemercier et Cie Paris



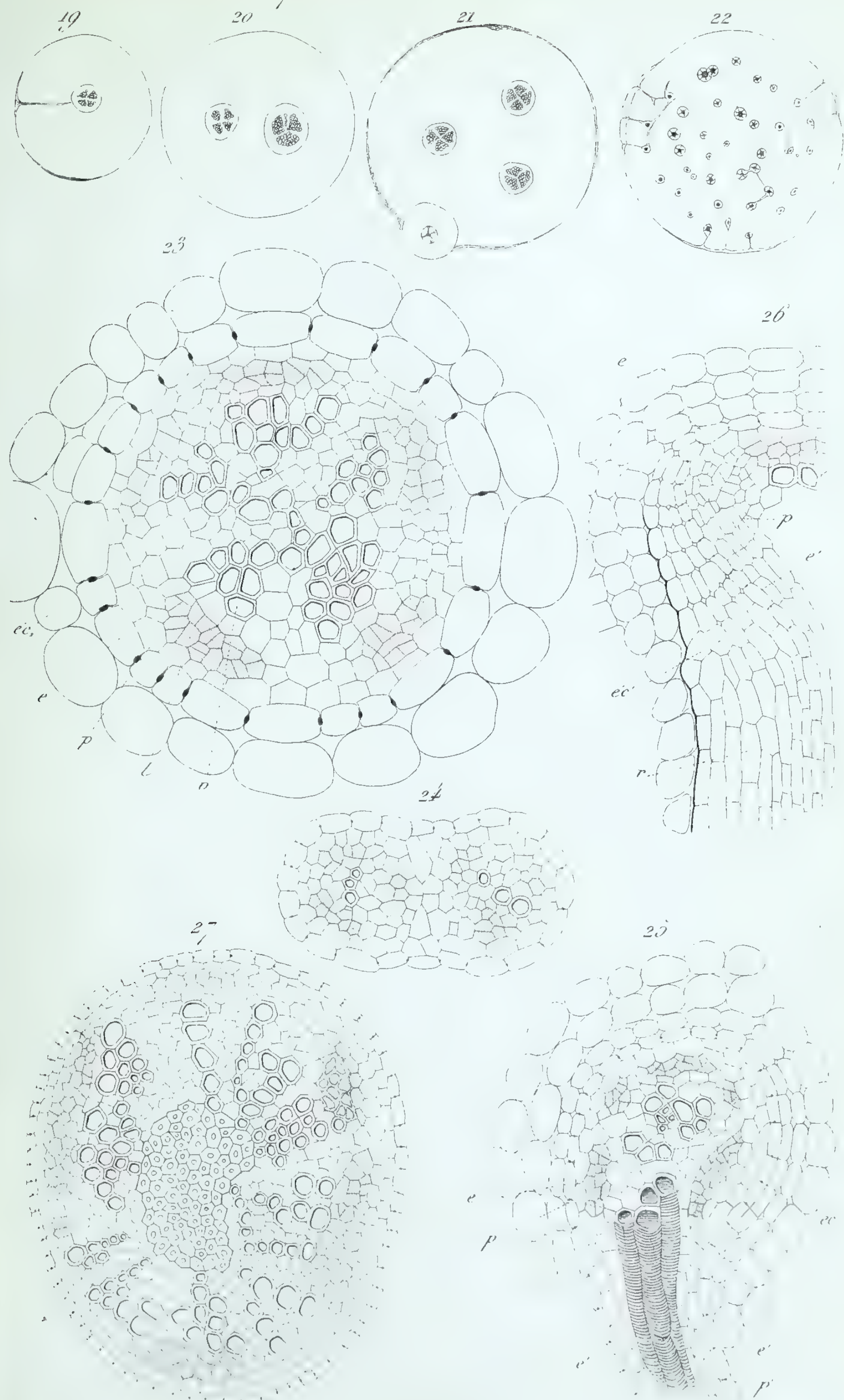
31-33. Asperula odorata — 34-38. Nasturtium officinale.

Imp. Lemercier et Cie Paris.



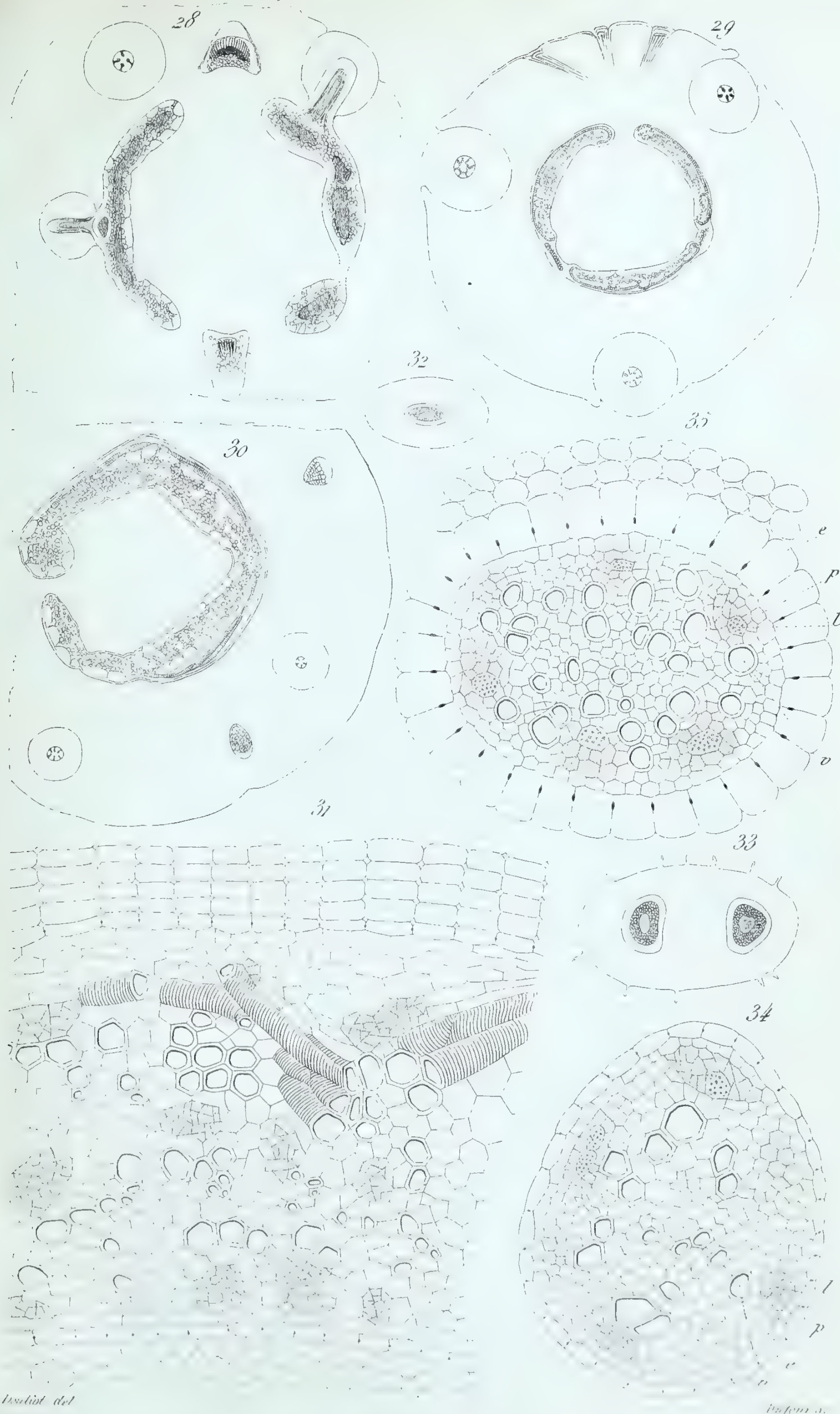
Doulioť del. Dufour sc.

Tige des Auricules.



Poulriot del. Dufour sc.

Tige des Auricules.



Tige des Auricules et des Gunnéras.

